FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

59.06 (23) N
ex

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

SECHSTER BAND.

MIT 30 TAFELN UND 13 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1880.

'05.21167.aug18.

Inhalt des sechsten Bandes.

Erstes Heft.

Seite

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Von A. Rauber. Erster Abschnitt (Fortsetzung) 1

Nachträge zu »Carpus und Tarsus«. Von G. Born. (Mit Taf. I.) 49

Der feinere Bau der Seeigelzähne. Von W. Giesbrecht. (Mit Taf. II—V.) 79

Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo. Von L. Gerlach. (Mit Taf. VI.) 106

Über das Skelett der hinteren Gliedmaße der Ganoidei holostei und der physostomen Knochenfische. Von M. v. Davidoff. 125

Zweites Heft.

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Von A. Rauber. Zweiter Abschnitt. Über Achsenvermehrung. (Mit Taf. VII—X u. 7 Holzschn.) 129

Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Von J. Brock. (Mit Taf. XI u. XII.) 185

Über die Wirbelsäule von Pipa. Von H. v. Ihering. (Mit 2 Holzschn.) . 297

Kleinere Mittheilungen:

Ein Fall von Einmündung der oberen rechten Lungenvene in die obere Hohlvene. Von C. Gegenbaur. (Mit 1 Holzschn.) . 315

In Sachen der Planorbis-Entwicklung. Von C. Rabl 317

Besprechungen:

Drei anatomische Lehrbücher. 1. Handbuch der menschlichen Anatomie. Von C. F. Th. Krause. — 2. Grundriss der Anatomie des Menschen. Von Ad. Pansch. — 3. Lehrbuch der Neurologie. Von G. Schwalbe 318

Drittes Heft.

Seite

Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Von J. E. V. Boas. (Mit Taf. XIII—XV u. 3 Holzschnitten.) 321

Notizen über Korallen. Von G. v. Koch. (Mit Taf. XVI.) 355

Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclaviculaverbindung des Menschen. Von G. Ruge. (Mit Taf. XVII—XIX.) 362

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Von W. Salensky. (Mit Taf. XX.) 415

Viertes Heft.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. Von M. v. Davidoff. II. (Mit Taf. XXI—XXIII.) 433

Die Epidermis der Amphibien. Von W. Pfitzner. (Mit Taf. XXIV—XXV.) 469

Über den Conus arteriosus bei Butirinus und bei anderen Knochenfischen. Von J. E. V. Boas. (Mit Taf. XXVI.) 527

Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Von H. Rabl-Rückhard. (Mit Taf. XXVII—XXVIII.) 535

Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von Planorbis. Von C. Rabl. (Mit Taf. XXIX.) 571

Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotls. Von R. Wiedersheim. (Mit Taf. XXX.) 581

Kritische Bemerkungen über Polydaktylie als Atavismus. Von C. Gegenbaur 584

Kleinere Mittheilungen:

Zur Morphologie der Beckenregion bei Insectivora. Vorläufige Mittheilung von W. Leche 597

Corrigendum 602

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren.

Von

Dr. A. Rauber,
ao. Professor in Leipzig.

Erster Abschnitt.

Die höheren Grade der embryonalen Formstörung.

Fortsetzung. Hierzu Tafel XXXIX—XLI von Band V.

IV. Formbildung und Cellularmechanik.

Den Gegenstand dieses Abschnittes bildet die Untersuchung der executiven Mittel der embryonalen Formbildung und Formstörung. Eine Erörterung über Formstörung kann unmöglich anders angestellt werden als mit inniger Bezugnahme und Zugrundlegung der normalen Formbildung. Letztere ist also zuerst zu behandeln. Nicht das ausgedehnte Gesammtgebiet der normalen Formbildung fällt demgemäss in das Bereich unserer Betrachtung, sondern es ist von ihm auszuscheiden jener grosse Theil, welcher die erste Formbildung lebender Wesen umfasst. Wir nehmen lebende Wesen vielmehr als bereits gegeben an und haben es zu thun mit der Untersuchung derjenigen Kräfte, welche ein lebendes Wesen aus seiner Anfangsform (dem befruchteten Ei) in seine bleibende Endform überzuführen vermögen: mit den executiven Mitteln der Entwicklung also.

Was die geometrischen Grundformen der in die Endformen bereits übergegangenen, ausgebildeten pflanzlichen und thierischen Wesen betrifft, so können dieselben als bekannt vorausgesetzt werden. Sie sind am ausführlichsten untersucht und dargestellt worden von

Ernst Haeckel, in seiner generellen Morphologie. Derselbe Forscher hat mit weitreichendem Blick auch die Durchgangsformen der Metazoen zum ersten Male in zusammenhängender Weise zu charakterisiren gesucht. Als solche Durchgangsformen erwähne ich die Morula, Blastula, Gastrula; Formbenennungen, die sich bereits überall eingebürgert haben. Es würde Unrecht sein, an die genannten beiden Versuche embryologischer und systematischer Formbestimmung bereits die Forderung völlig abschliessender Ergebnisse anlegen zu wollen; Niemand aber wird verkennen, dass sie dessenungeachtet nach jeder Richtung hin bisher einen mächtig fördernden Einfluss ausgeübt haben. So werthvoll es aber auch sein muss, die einzelnen Stationen zu kennen, welche der Keim bis zu seiner Vollendung durchläuft, so darf andererseits nicht vergessen werden, dass hiermit nur ein äusserliches Wissen erreicht sei. Denn es fehlt uns die Kenntniss der Kräfte oder des Systems von Kräften, welche den Keim befähigen, alle die genannten Formen zu verwirklichen, aus der Anfangsform die Durchgangsform hervorgehen zu lassen und schliesslich in die Endform auszulaufen. Es ist klar, dass eine genaue Kenntniss dieser Kräfte oder des vorhandenen Kräfteplans auch von unmittelbarem Nutzen sein müsse für die Erforschung der organischen Formbildung im Allgemeinen.

An der Ausbildung des erwähnten Zweiges der Entwicklungsgeschichte, welcher von jenen Kräften handelt und welchem man auch die Ueberschrift einer Cellularmechanik geben darf, sind theils ältere theils neuere Forschungen betheiligt. Die bezüglichen Angaben aber sind in der Literatur sehr zerstreut und bisher noch niemals in einheitlicher Zusammenfassung gewürdigt worden. Man würde sich irren, wenn man glauben wollte, dass die Bedeutung dieses Zweiges der Entwicklungsgeschichte allerseits genügend erkannt werde. Im Gegentheil fristet er bis jetzt nur ein dürftiges Dasein. Die Handbücher widmen ihm bis jetzt noch keineswegs ein besonderes Capitel, sondern übergehen ihn entweder vollständig oder behandeln ihn in gänzlich ungenügender Weise. Er wird aber in der kommenden embryologischen Literatur sicherlich den Rang eines besonderen Bestandtheils der allgemeinen Entwicklungsgeschichte einnehmen und es ist mein Bestreben, ihm dazu zu verhelfen.

Die Werthschätzung dieses Theiles der allgemeinen Entwicklungsgeschichte ist meinerseits nicht neu, sondern ich freue mich, dieselbe in meine erste Studienzeit bei Prof. v. Bischoff zurückverfolgen zu können. Es fehlte hier auch nicht an directen Hin-

weisen auf die nächsten Grundlagen alles embryologischen Geschehens. Ein uns Schülern damals demonstrirtes mächtiges Ledermodell von vielleicht zwei Fuss Länge, welches einen Säugethierembryo mit überall noch weit offener Medullarfurche darstellte, war unter Anderem besonders geeignet, derartigen Vorstellungen Nahrung zu geben.

Die Frage nach den executiven Mitteln der ontogenetischen (deuterogenetischen) Entwicklung ist aber nicht bloss für sich allein betrachtet in hohem Grade anregend. Man erhält durch deren Untersuchung vielmehr auch positive Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Entstehung der Arten (protogenetische Entwicklung). Denn die Entstehung der vorhandenen Arten kann nicht auf eine vom gegenwärtigen ontogenetischen Ablauf der Entwicklung ihrer Vertreter sehr verschiedene Weise zu Stande gekommen sein und fernerhin zu Stande kommen. Um ein Beispiel zu gebrauchen, so können die ersten Lachse nur auf eine der gegenwärtigen ontogenetischen Entwicklung dieses Fisches sehr nahestehende Weise, nicht aber auf ganz heterogenem Wege entstanden sein. Denn ein Gleiches (nämlich die zuerst entstandenen Lachse und die aus ihnen hervorgegangenen folgenden Generationen) kann, wenn für organisirte Wesen das Princip gleicher Ursachen für dieselbe Wirkung richtig ist, nicht grundverschiedenen Processen den Ursprung verdanken. Es liegt wenigstens kein irgend begründeter Anhaltspunkt vor für die gegentheilige Behauptung, dass eine und dieselbe, zumal hoch entwickelte organische Form dem Ursprung und den folgenden Generationen nach auf zwei ganz differenten ontogenetischen Wegen entstanden sein könne, sondern es ist dies für jetzt ganz undenkbar. Die Berücksichtigung der executiven Mittel der ontogenetischen Entwicklung spricht vielmehr mit grosser Entschiedenheit *gegen* eine differente und *für* eine übereinstimmende Entstehung der *zuerst* aufgetretenen und der ihnen *folgenden* Angehörigen einer Art. Ist dies aber der Fall, so liegt es gewiss am nächsten, die höheren Formen von einer Umwandlung tieferstehender Formen abzuleiten. Denn zwischen diesen beiden besteht kein Unterschied von heterogener Beschaffenheit.

Um aber das Ziel und die Absicht des Gewollten gleich von Anfang an genauer hervortreten zu lassen, ist es geeignet, folgende Erwägung vorauszuschicken.

Durch die neueren Untersuchungen über das Wesen der Befruchtung haben wir erfahren, dass eine Vereinigung zweier Theilstücke der elterlichen Organismen, eines männlichen und eines weiblichen, die Anfangsform der folgenden Generation darstelle. Es

ist dies die Verbindung des Spermakernes mit dem Eikerne im Ei, wodurch das letztere seinen ersten Furchungskern, die Grundlage der folgenden Kerne des neuen Wesens erhält. Hiermit ist der histologische Vorgang der Befruchtung bis zu einem gewissen Grade aufgedeckt.

Die beiden Theilstücke, deren Verbindung das neue Wesen bewirkt, sind bei den höheren Thierformen enthalten in besonderen Organen, den Keimdrüsen. Da aber die Keimdrüsen die folgende Generation beherbergen, so erscheint ein Individuum als der Träger zweier Generationen, seiner eigenen sowie der folgenden Generation. Insoweit er der Träger seiner selbst ist, stellt er eine Person im engeren Sinne dar; er ist der Personaltheil der dualistischen Anlage. Die Träger der zukünftigen Generation, die Keimdrüsen, stellen dagegen den Germinaltheil der dualistichen Anlage dar.

Personal- und Germinaltheil gehen aber von einem befruchteten Ei aus, ein solches Ei enthält den Stoff mit dem Kräfteplan zu der genannten dualistischen Anlage. Man kann darum auch von einem Personaltheil und Germinaltheil des befruchteten Eies reden. Nur ein Theil des gesammten Eimateriales gelangt durch ausserordentliche Entfaltung zur Darstellung einer Person im engeren Sinne: der Personaltheil des Eies. Der Germinaltheil des Eies dagegen erreicht eine solche weitgehende Entfaltung nicht; seine einzelnen Bestandtheile bleiben vielmehr auf primitivem Zustand; die einzelnen Bestandtheile je eines Germinaltheils bleiben auch unter sich selbst gleichwerthig, während die Bestandtheile des Personaltheiles gruppenweise die höchsten Differenzirungen erfahren. Was nun die Wirkung der Befruchtung betrifft, so vermag eine solche immer nur einen Theil des Eies, den Personaltheil, zur Form einer Person überzuführen; der andere Theil erfährt diese Wirkung nicht, er hat stärkere beharrende Kraft und seine ganze Entwicklung besteht nur darin, die einzelnen Theilstücke zur Reife zu bringen: eine zweite Befruchtung erst, eine zweite Vereinigung von Theilstücken ist nothwendig, um Abschnitte des Germinaltheils zur Entwicklung einer neuen dualistischen Anlage, eines vollständigen Individuum überzuführen.

Wenn wir aber auch nunmehr den Bildungsmodus der Anfangsform eines neuen Wesens kennen, so kommen wir im Uebrigen in der Erkenntniss der Grundkräfte des Keimes über das berühmte Princip des Aristoteles nicht hinaus, insofern wir auch künftighin annehmen müssen, die Vereinigung der beiden elterlichen Theilstücke löse in der Substanz des Eies eine solche Bewegung aus, dass aus dieser, ein mächtiges Kraftmagazin darstellenden Anfangsform, dem befruch-

teten Ei nämlich, die Endform des neuen Wesens sich entfalten könne. Worin diese Bewegung bestehe und nach welchen Normen sie ablaufe, dies zu untersuchen ist die Aufgabe des Folgenden. In historischer Aufeinanderfolge ist bezüglich der Leistungen auf diesem Gebiete Folgendes hervorzuheben.

Schon Aristoteles [1]) hat bemerkenswerthe Gedanken in dieser Hinsicht entwickelt. Im männlichen Samen befindet sich nach ihm die Zeugungsseele, *ψυχὴ γεννητική*; diese aber ist gleichbedeutend mit seiner *ψυχὴ θρεπτική*, der Ernährungsseele. Mit letzterer ist wiederum fast gleichbedeutend die *ψυχὴ αὐξητική*, die dem Wachsthum vorstehende Seele oder Kraft. Ernährung und Wachsthum bezeichnet er hiermit als Urkräfte des Keimes.

Die Hauptleistung von C. F. Wolff [2]) auf dem Gebiete der thierischen Formbildung ist vor Allem die, dass er bewies, die organisirten Körper seien nicht als solche präformirt vorhanden, wie die damaligen Anschauungen lauteten, sondern sie würden gebildet. Als die Bestandtheile des thierischen und pflanzlichen Körpers erkannte er weiterhin Zellen und Bläschen und wusste, dass die Keimscheibe des Hühnchens aus Kügelchen bestehe; er erscheint mit dieser Kenntniss, worauf Huxley zuerst aufmerksam machte, als der Vorläufer von Schleiden und Schwann. Ueber seine allgemeinen Vorstellungen von Formbildung orientirt das Folgende: »Wenn es wahr ist, dass die Körper formirt werden, so muss dies durch gewisse Ursachen und auf eine gewisse Art geschehen. Diese Ursachen angeben, diese Art vorstellen, das heisst erklären.« Die ganze Formation geschieht nun nach ihm auf folgende Weise: »Die verschiedenen Theile entstehen einmal alle einer nach dem andern, sie entstehen alle so, dass immer einer vom andern entweder excernirt oder deponirt wird, nachdem er entweder ein einfacher für sich bestehender Theil ist und nur an demjenigen, dem er seine Production zu verdanken hat, anhängt und befestigt ist, oder aber innerhalb demselben eingeschlossen liegt [3]).« Hiermit ist demnach äusseres und inneres Wachsthum verstanden.

In der Entwicklungsweise verschiedener Theile des Körpers findet er nun eine bestimmte Form immer wiederkehren und gibt der

---

[1]) Aristoteles, Ueber die Zeugung der Thiere. Ausgabe von Aubert u. Wimmer, Leipzig bei W. Engelmann, 1860.

[2]) C. Fr. Wolff, Theorie der Generation. Deutsche Ausgabe, Berlin 1764. pag. 60.

[3]) l. c. pag. 210.

Ueberzeugung Ausdruck, dass dieselbe einen tiefen Sinn habe und mit der Erzeugung und Natur der Thiere in engster Beziehung stehe: »Im Allgemeinen erkennt man jene oft beschriebene Form, die durch Breite und Abrundung in ihrem oberen Theile, durch allmäliges Schmälerwerden desselben nach unten, durch äusserste Dünne in der Mitte, durch abermaliges Breiterwerden im unteren Theile und zuletzt durch spitzige Endigung charakterisirt wird, in allen Phänomenen oder Theilen, sie mögen zum Embryo oder dessen Hüllen gehören, immer sehr deutlich wieder. So erscheinen sie, wie ich schon bemerkte, im Nervensystem. Ferner kommt sie wieder im Urdarm, folglich auch in der Naht des falschen Amnion vor. Dieselbe Gestalt aber bietet auch wieder, wie ich schon oben genauer angegeben habe, die ganze Blase des falschen Amnion dar, und endlich erscheint genau dieselbe Form wieder in der durchsichtigen Stelle, im ersten Wohnort des Embryo[1].«

Es ist offenbar, dass das pflanzliche Blatt als Wegweiser in der Unterscheidung und Bestimmung dieser Form gedient habe. Da er aber die verschiedenen Systeme des höheren Thierleibes kennt, so gelangt er zu dem Urtheile, dass jener Aehnlichkeit ungeachtet in der That mehrere untereinander verschiedene Principien zu der Zusammensetzung des thierischen Körpers concurriren, statt dass es bei den Pflanzen nur ein und dasselbe Princip ist, dessen Wirksamkeit nur durch eine hinzutretende Ursache abgeändert wird. »In den Pflanzen, um es kurz zu sagen, bringt ein Princip mehrere Theile hervor, diese aber werden von einer hinzukommenden Ursache in Ansehung ihrer Gestalt, Grösse und Anordnung abgeändert. In den Thieren dagegen bringen mehrere und verschiedene Principien mehrere und verschiedene Systeme hervor, die aber, der Hergang sei welcher er wolle, nach einer Norm gebildet werden[2].«

Ueber die Entwicklungsweise des ganzen Körpers lässt er sich in folgender Weise aus: »Ja von dem ganzen Körper kann man behaupten, dass er anfangs eine gerade Platte gewesen, die mit dem oberen, nach unten gebogenen Rande die Brust, mit dem unteren nach oben gebogenen das Becken, mit den Seitenwänden, die nach vorn gegen einander geneigt sind, den Unterleib bildet. Ganz dasselbe gilt von dem Speisecanal. — Indem die Unterleibsplatte

---

[1] C. Fr. Wolff, Ueber die Entwicklung des Darmcanals, Ausgabe von J. Fr. Meckel, Halle, 1812. pag. 147.

[2] Entw. d. Darmcanals, pag. 149.

(Bauchplatten) sich umbiegt, ihre Ränder sich zusammenziehen und endlich untereinander verwachsen, geht sie endlich in einen geschlossenen Sack über und nimmt so die Gestalt an, die sie beständig erhält. Die Darmplatte dagegen bildet, nachdem sie sich umgelegt hat, erst ein offnes Rohr, dann, durch die Zusammenziehung der Ränder, ein verschlossenes und dehnt sich endlich, indem sie die Gestalt eines Canals behält, in einen sehr langen Canal aus, der vielfach gekrümmt und gewunden ist. Ist vielleicht die Ursache dieser Verschiedenheit zwischen Theilen, die in ihrem ersten Anfang einander so ähnlich sind, ganz oder zum Theil wenigstens darin begründet, dass der den Darmcanal enthaltende Unterleib von demselben in einen breiten Sack ausgedehnt wird, während der im Unterleib enthaltene Darmcanal nicht ausgedehnt wird, daher die Gestalt eines Rohres behält und in einen engen Raum zusammengedrängt sich in Windungen zusammenlegen muss? Schon oben habe ich indessen bemerkt, dass ich keinen grossen Werth auf dergleichen mechanische Erklärungen lege[1].«

Dieser Hinweis bezieht sich auf folgende, von der Entwicklung der Brustwand handelnde Stelle: »Etwas scheint zu diesem Herabsteigen der Membran und zur Bildung der Brust die Zusammenschnürung des Embryo und das Herabsteigen des Kopfes beizutragen. — Indem nun der Embryo sich zusammenschnürt und der Kopf sich senkt, muss nothwendig die Membran herabgezogen werden. Doch bin ich sehr überzeugt, dass diese Veränderung der Gestalt des Embryo weder die einzige, noch die vorzüglichste Ursache ist und dass auch ohne sie sich die Brusthöhle bestimmt bilden würde; denn dergleichen mechanischen Momenten schreibe ich einen sehr unbedeutenden Einfluss auf die Bildung organischer Körper zu, deren Ursachen, meiner Meinung nach, vielmehr in Kräften, welche der Materie einwohnen, zu suchen ist[2].« Von den Beweisgründen für die allmälige Entstehung der Körperform sprechend, betont er schliesslich: »Dies ist ein Hauptbeweisgrund für die Epigenese. Aus ihm kann man schliessen, dass die Theile des Körpers nicht immer vorhanden gewesen, sondern nach und nach gebildet sind. Diese Bildung mag nun geschehen auf welche Weise sie wolle. Ich sage nicht, dass sie durch einen Zusammenhang von Theilchen, durch eine Art von Gährung, aus mechanischen Ursachen, durch

---

[1]) Entwicklung des Darmcanals, pag. 228.

[2]) Entwicklung des Darmcanals, pag. 217.

die Thätigkeit der Seele geschehe, sondern nur dass sie geschehe[1].«

Wenn C. Fr. Wolff es im Allgemeinen ablehnt, auf die nächsten Ursachen der Gestaltbildung genauer einzugehen, so darf man immerhin jene Stelle als den Ausdruck seiner eigentlichen Meinung bezeichnen, in welcher er behauptet, jene Ursachen vielmehr »in Kräften, welche der Materie einwohnen,« als anderswo zu erblicken. Ueber die Art dieser Kräfte spricht er sich nicht weiter aus, als insofern er in äusserem und innerem Wachsthum (Excretion und Deposition) das Wesen der Formbildung erblickt, wie oben schon ausgeführt worden ist.

Während bei Wolff hiernach die Bestimmung der nächsten Ursachen der Formbildung in den Hintergrund treten musste vor seiner eigentlichen Aufgabe, die Theorie der Epigenese an Stelle der Theorien der Präformation zu setzen, sehen wir gerade jenen Theil in den Vordergrund treten bei seinem Nachfolger, Chr. H. Pander[2], dem zugleich mit Wolff die folgenschwere Entdeckung 'der Keimblätter im bebrüteten Hühnerei zukommt. Der Ausführung des Gedankens, dass aus den Keimblättern durch Wucherung und Faltung die Körperform hervorgehe, ist der wesentliche Inhalt seiner entwicklungsgeschichtlichen Schriften gewidmet, wie ich bereits an anderer Stelle kurz bemerkt habe und hier mit grösserer Vollständigkeit beifüge. Seine allgemeine Auffassung findet sich in folgenden Stellen ausgedrückt: »Mit der Bildung der Keimhaut ist zugleich die ganze Entwicklung des Hühnchens im Ei begründet, welche von nun an rastlos fortschreitend nur auf diese sich bezieht; denn was auch immer Merkwürdiges in der Folge sich zutragen mag, so ist es nie für etwas Anderes als eine Metamorphose dieser mit unerschöpflicher Fülle des Bildungstriebes begabten Membran und Blätter anzusehen. Von ihr strahlt das Leben nach allen Richtungen aus; auf sie zieht es wieder sich concentrirend zurück. Die gesammten Darstellungen des lebenden Thieres und seiner Theile aus der Keimhaut lassen sich alle auf zwei Momente zurückführen; entweder es entwickeln sich an ihr die bedeutungsvollen Keime des Blut- und Nervensystems, als die beiden Systeme, durch welche der individuell werdende Lebensprocess fortgeführt

---

[1] Entwicklung des Darmcanals, pag. 245.

[2] Pander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei, Würzburg 1817.

werden soll, oder sie selbst bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Thieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an und kaum ist dies geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mussten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hierauf geht sie in neue Falten über, welche im Gegensatze mit den ersten, die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Fötus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn Niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlagen die Rede ist[1].«

Es ist hiernach neben Wucherung wesentlich ein Faltenmechanismus, welchen Pander als nächste Ursache der Gestaltbildung des Hühnchens bezeichnet. Er beobachtet dabei richtig die Primitivfalten, fasst aber ihr Verhältniss zur Entwicklung des Medullarrohrs noch nicht richtig auf, was v. Baer vorbehalten blieb, der aus ihnen das Medullarrohr selbst ableitete.

Die Faltungen selbst denkt sich Pander hervorgegangen aus Spannungen der Keimhaut in Folge des Wachsthums der letzteren. Denn er sagt an einer anderen Stelle (Beiträge pag. 40 und Isis 1818, pag. 524): »Ehe wir nun zur Erklärung der nun folgenden Figuren übergehen, durch welche wir versucht haben, die Metamorphose der Keimhäute zum Embryo vermittelst fingirter Durchschnitte anschaulich zu machen, müssen wir unsre Leser erinnern, dass sie sich, wo von den Faltungen der Häute die Rede ist, nicht leblose Membranen vorstellen, deren mechanisch gebildete Falten nothwendig sich über die ganze Fläche verbreiten, ohne sich auf einen bestimmten Raum beschränken zu lassen; denn dieses müsste unvermeidlich zu irrigen Ansichten führen. Die die Metamorphose der Häute bedingenden Falten sind vielmehr selbst organischen Ursprungs und bilden sich an dem gehörigen Orte, sei's nun durch Vergrösserung der dort schon vorhandenen oder durch ein Hinzutreten neuer Kügelchen, ohne dass dadurch der übrige Theil der Keimhäute verändert würde.«

Es ist klar, dass unter dem Namen Kügelchen wieder unsere Zellen gemeint sind. Vermehrung und Vergrösserung der Kügelchen

---

[1]) Beiträge. pag. 6.

der Keimscheibe sind es demgemäss, durch welche PANDER den Entwicklungsprocess vor sich gehend betrachtet.

v. BAER verhielt sich ablehnend gegen PANDER's Theorie. »Sie gaben mir Licht,« sagte er von den Beiträgen in der Vorrede seines Werkes über Entwicklung der Thiere, »aber das Faltensystem wollte mir durchaus nicht zusagen. — Die Faltungen glaubte ich als Abschnürungen auffassen zu müssen.« Der für uns weiterhin wichtigste Ausspruch v. BAER's ist in folgender Stelle enthalten, die er als das allgemeinste Resultat seiner Forschungen verkündete: »Die Entwicklungsgeschichte des Individuums ist die Geschichte der wachsenden Individualität in jeglicher Beziehung[1].«

Ganz anders urtheilte OKEN über PANDER's Darstellung. Seine bezüglichen Bemerkungen, welche bloss die Dissertation PANDER's[2] betreffen, mögen hier eine Stelle finden: »Dieser Paragraph ist das Punctum saliens des ganzen Buches und eine Entdeckung, die den Namen bewährt. Man kann natürlich nichts sagen; denn gesehen und nicht gesehen ist ein Unterschied. Wir müssen dabei wünschen, dass ja hiervon nicht Zeichnungen allein nach der Natur (denn diese lehren nichts), sondern ideale gemacht werden. — Wenn die Beobachter im Stande sind, die Entstehung der Haupttheile des Leibes aus dieser Längsfaltung (das ist sie doch) zu erklären und zu zeichnen, so dass die Linien zusammenhängen, so haben sie gesiegt und die Isis soll die Zeichnung ihnen zu Ehren auf eine Denkmünze graben lassen.« — »Haben wir einmal die Falten, so haben wir auch ihre Um- und Ausbiegungen und wir wünschen davon nichts als Zeichnungen. Die Entstehung des Blutes und der Gefässe ist anziehend erzählt und stimmt ziemlich mit WOLFF überein, nur deutlicher. Mit der Verlängerung der Faltung geht es nun so fort und es wird endlich auch der vordere Leib geschlossen, der vorher wie ein Graben offen gewesen u. s. w.[3].«

Die von OKEN bei Beurtheilung der Dissertation PANDER's gewünschte Tafel idealer Figuren, die den Faltungsprocess verdeutlichen sollen, findet sich nun theils in der Entgegnung[4] PANDER's auf OKEN's Kritik, theils und ausführlicher in der zweiten Schrift PANDER's, seinen »Beiträgen« nämlich, und unterliegt es kaum einem Zweifel, dass die denselben beigegebene und eingeschaltete Faltentafel auf OKEN's Veranlassung zurückzuführen sei.

[1] Entwicklungsgeschichte der Thiere, Theil I, Scholion VI; 1828.
[2] Historia metamorphoseos quam ovum et. Würzburg 1817.
[3] Isis 1817; pag. 1529—1540. [4] Isis 1818; pag. 512—524.

Man darf sich nun wundern, dass, während seine Keimblättertheorie in den verschiedensten Lehrbüchern der Embryologie Erwähnung findet, über den Faltenmechanismus des deutschen Embryologen selbst die neuesten Handbücher vollständig sich ausschweigen; mehrere französische Autoren sind es indessen merkwürdigerweise, welche das betreffende Verdienst Pander's anerkennen.

Sollte es aber bei diesen grundlegenden Anfängen während des halben, seitdem verflossenen Säculums verblieben und fernere Errungenschaften auf diesem Gebiete nicht erzielt worden sein? Hieran war nicht zu zweifeln, und in der That nehmen wir bei darauf gerichteter Nachforschung wahr, dass ein anderes Werk, welches in der embryologischen Wissenschaft, da es sich ausführlich und im strengsten Gedankengange mit embryologischer Formbildung und speciell mit der Mechanik der Gestaltung beschäftigt, einen ersten Rang einzunehmen befähigt und würdig ist, zwar geschaffen wurde, der Mehrzahl der Embryologen aber kaum bekannt geworden ist. Dieses Werk ist nicht etwa so neu, dass es aus diesem Grunde der Aufmerksamkeit der meisten Embryologen bis jetzt hätte entgehen können, sondern es ist seit seiner ersten Veröffentlichung eine Reihe von Jahren verflossen, so dass es an der Zeit erscheint, dasselbe der Geschichte der Embryologie und der embryologischen Wissenschaft selbst zu retten. Die wenigsten Embryologen haben eben mehr bestimmtere Veranlassung, sich zugleich mit allgemeiner Physiologie eingehender zu befassen, obwohl die Embryologie auch neuerdings, offenbar geleitet und bestimmt durch das zu erwähnende Buch, mit Nachdruck als physiologische Wissenschaft bezeichnet worden ist; und so kam es, dass es sogar dem Namen nach bei den Embryologen in Vergessenheit zu gerathen anfing. Denn selbst von denjenigen, die es genau gekannt und am ausgiebigsten benützt, wenn auch vielleicht nur unvollständig erfasst haben, ist es bezeichnender Weise nicht einmal dem Namen nach erwähnt worden. Es ist die 1851 erschienene allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens, von Hermann Lotze. Schon in einer anderen Arbeit (Virchow's Archiv, Bd. 71, die Theorien der excessiven Monstra) habe ich einiger hierher gehöriger Sätze von Lotze, die derselbe in seinem Artikel »Ueber Leben und Lebenskraft« [1]) aufgestellt hat und auf die ich hier verweise, Erwähnung gethan. Aus letzterer Schrift sind ausserdem noch mehrere Bemerkungen anzuführen, welche, gegen die Wirk-

[1]) R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I.

samkeit sogenannter Naturideen bei der Entwicklung des Keimes polemisirend, mit grosser Klarheit die Nothwendigkeit mechanischer Auffassung der Entwicklung betonen. »Man hat von der Idee der Gattung oft so gesprochen, als wäre sie gleichsam eine Gleichung für die Curve des Lebens, welche nicht bloss die Orte hypothetischer Punkte in dieser Bahn anzeigt, sondern auch gleichzeitig die Stoffe, welche diese Orte einnehmen sollen, wirklich dahin schafft, eine Gleichung also, welche die Bahn der Curve nicht bloss bestimmt, sondern auch beschreibt. Dies geht nicht.« Ebenso in andrer Fassung: »Man kann zwar die legislative Gewalt vorbestimmender Naturideen anerkennen, diese aber nie an sich, sondern nur insoweit für vollziehende Kräfte halten, als sie in den mechanischen gegebenen Bedingungen bereits materiell begründet sind. Es tritt die Forderung eines rigorösen Mechanismus ein.« »Die Idee des Ganzen ist nicht die bewirkende Ursache für die Existenz und Qualität der Theile; sondern sie ist ganz einfach das bestimmende Muster, während die Ausarbeitung dieses Musters immer nur durch einen schon gegebenen Concurs von mechanischen Kräften gelingt. Dieses Muster aber kann in einigen wenigen Theilen als nothwendiges Resultat ihrer Gegenwirkungen präformirt sein. Die Gleichung einer Parabel bedingt gewiss nicht die Existenz einer Parabel. Soll sie wirklich entstehen, so muss der Zeichner hinzukommen, u. s. w. Auch die Idee des Ganzen oder der Gattung braucht, um sich zu verwirklichen, nur einen kleinen Stamm des Wirklichen, in welchem kraft der Gleichung seiner inneren Verhältnisse allem Uebrigen der Ort und die Art seiner Anlagerung bestimmt ist. Die Theorie darf nie von der Wirksamkeit einer abstracten Idee sprechen, ohne jenen Primitivstock der Massen anzugeben, durch welche ihre inneren Verhältnisse in mechanische Wirkung umgesetzt werden.« Schon hieraus geht zur Genüge hervor, dass Lotze auf die Kenntniss der executiven Mittel mit Nachdruck ausgeht, welche im Keime gegeben sind, um denselben zu dem ihm in der Idee der Gattung gegebenen Ziele entgegenzuführen. »Der Zweck kann nie eine Wirklichkeit begründen, sondern nur die Ursachen. Die Erfüllung des Zweckes ist nur möglich, wenn alle Mittel, aus deren blinder Ursächlichkeit der Zweck hervorgehen soll, bereits so angeordnet sind, dass die Gestalt des vorbestimmten Erfolges aus ihnen bloss unter der Anwendung allgemeiner Gesetze folgen kann.«

In dem befruchteten Ei und seiner passenden Umgebung sind nun natürlicher Weise die nothwendigen executiven Mittel zur Ver-

wirklichung der Endform des Organismus gegeben. Es fragt sich also, in welchen materiellen Anordnungen des Keimes Lotze jene Mittel erkennt.

Der Lösung dieser Aufgabe ist der Abschnitt »Von der Mechanik der Gestaltbildung«[1] gewidmet. Im Hinblick auf das scharf umschriebene und viel einfachere Problem der Krystallbildung hält Lotze zwar die Bestimmung der elementaren Formen und Wirkungen, durch deren Combination der Aufbau des Ganzen verwirklicht wird, noch für verfrüht und unausführbar, spricht sich aber im Allgemeinen für die Möglichkeit aus zu übersehen, wie die ausgebildete organische Gestalt durch rein physische Bedingungen aus einem gegebenen Keime sich entwickeln kann. Er führt solche Möglichkeit zuerst unter der Voraussetzung aus, der Keim bestehe anfänglich aus einem bloss qualitativ bestimmten Substrate, ohne dass ein besonderer Gestaltanfang in demselben vorhanden sei; sodann die andere, schon aus inneren Gründen wahrscheinlichere, dass die Organisation nicht von einem homogenen, nur chemisch charakterisirten Safte, sondern allerdings von einem Systeme fester Theilchen ausgehe, deren Anordnung sehr einfach und entfernt von aller Aehnlichkeit mit der später entwickelten Gestalt sein könne. Statt eines homogenen Keimes liegt also hier ein System mehrerer untereinander in gesetzlicher Weise verbundener Keimpunkte vor, von welchem, unter dem Einflusse ihrer Umgebung, Bewegungen ausgehen, die auch aufeinander einwirken werden und eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit der Erfolge damit hervorrufen.

Aus dem Reiche der Möglichkeiten tretend und deren Analogien in der Erfahrung suchend, bemächtigt sich Lotze nunmehr begreiflicherweise des Elementarorganismus der Zellen, die ihm nicht als der erste Schritt des gestaltbildenden Processes erscheinen durften, ja die er in der Definition von Schwann nicht als die Urform anerkennen kann, die für organische Substanzen eine Art natürlicher Gestalt wäre. Zu den Zellen gelangt, betrachtet er dieselben als die Bausteine, die zu dem Aufbau des Ganzen verwandt werden, nicht etwa als blosse Zusammenfügung fertiger Theile, wie bei der Bildungsweise unserer Kunstwerke, sondern eben in der Form einer Entwicklung. Denn die organische Gestalt ist ihm nicht ein System der Ruhe von Elementen an bestimmten Plätzen, sondern vielmehr eine Form der Bewegung von Elementen, die an einzelnen Punk-

[1] Lotze, Allgemeine Physiologie, drittes Capitel, pag. 292.

ten mit bemerklicher Schnelligkeit, an andern nur langsam geschieht. »Die Gestalt des lebendigen Körpers bildet sich nicht, indem an ruhenden Theilchen andere zur Ruhe kommen, sondern durch einen fortgesetzten Lebensprocess des schon Bestehenden, das in beständiger Wechselwirkung mit neuem Material dieses ebenso sehr formt, als von ihm in seiner eigenen Form verändert wird.« Anders ausgedrückt ist »die Form in jedem Augenblicke das nähere oder entferntere Resultat von Functionen, d. h., nicht bloss von beständigen Kräften, sondern auch von Processen und Lagen, in welche die sich bildenden Theile gebracht sind.« Mit Rücksicht auf die gesuchten executiven Kräfte formulirt Lotze diesen Inhalt wie folgt: »Die realisirenden Kräfte selbst sind nicht beständige, sondern Functionen der Entwicklungsbewegung.«

Die hieraus hervorgehenden mechanischen Processe der Gestaltbildung werden nun im Einzelnen geschildert: »Der Thierkörper besitzt im Ei eine hinlängliche Masse, aus der zwar nicht simultan, aber doch mit ziemlich gleicher Beschleunigung die erste Anlage aller Hauptabtheilungen des Körpers sich bildet. Aber diese ersten Keime sind nicht nur innerlich noch ungegliedert und erwarten erst von der Zukunft eine Zerfällung in feinere Organisationselemente, sondern auch ihre gegenseitige Lage ist nur in weiten Umrissen bestimmt. Erst eine grosse Mannigfaltigkeit mechanischer Verschiebungen, Dehnungen, Verwachsungen, aus der ungleichförmigen Fortbildung einzelner Theile entspringend, rückt sie allmälig in die Lagenverhältnisse, die sie später einnehmen sollen und umgekehrt wirkt jeder dieser mechanischen Processe mitbestimmend auf die Möglichkeit noch weiter fortschreitender Organisation der verschobenen Theile zurück. Hierin nun ist der Thierkörper während seiner ersten Bildung der Erdrinde einigermassen zu vergleichen: nur sind es nicht ungeordnete, vulkanische Eruptionen, welche die Schichten seines Bildungsmateriales in die unregelmässige Mannigfaltigkeit einer Landschaft verwerfen, sondern geordnete Impulse, die von einigen Bildungsherden ausgehen, bringen zuerst das gleichförmige Entwicklungsmaterial in differente Lagen, in denen es sich fernerhin auch zu differenten Gestalten umbildet.«

Die Veränderungen, welche die ursprünglichen Keimschichten erfahren, sind hiernach doppelter Art: »Sie dehnen sich morphologisch nach verschiedenen Dimensionen verschieden aus, und ihre einzelnen Raumtheile erfahren jene abweichende chemische und

histologische Ausbildung, aus welcher die mannigfaltige spätere Durcheinanderlagerung und Abgrenzung der Gewebe hervorgeht.«

Das Motiv zur Ausbildung einer Rückenfläche und Bauchfläche scheint ihm in der verschiedenen Lage der Keimschichten zum Dotter zu liegen, wodurch eine »Asymmetrie des Rückens und der Vorderfläche« bedingt werde. Die bestimmte Lage des Kopfendes des Embryo macht ihm die Annahme nothwendig, dass in der Anordnung der Massen im Keime allgemein schon eine »Asymmetrie nach dieser Längenachse« vorgebildet sei und eine völlig gleichmässige Anordnung der Keimscheibe erscheint ihm unmöglich.

Die Vorgänge endlich, durch welche die ursprüngliche Anlage zu ihrer local verschiedenen Ausbildung gebracht wird, findet Lotze stets in seiner »ungleichförmigen Vegetation«[1], durch welche einzelne Punkte mit grösserer Beschleunigung wachsen, während andere frühzeitiger eine Grenze ihrer Entwicklung erreichen. »Da alle Theile untereinander zusammenhängen, so erzeugt dieser primäre Vorgang eine Menge secundärer Lagenveränderungen, die theils als Verschiebungen, Ausbuchtungen, Einstülpungen oder Dehnungen nur erscheinen, theils wirklich auf diesem Wege durch mechanischen Zug und Druck hervorgebracht werden. Diese Ortsveränderungen sind in der ersten Entwicklung von grosser Weite und sie führen, indem sie früher entfernte Theile nähern, andere entfernen, wiederum Gelegenheiten zu Einwirkungen herbei, durch welche bald die Verwachsung der ersten, bald eine Trennung der Continuität in den letzteren entsteht. Ein grosser Theil der spätern Gestaltverhältnisse ist deshalb gar nicht auf irgend eine actuelle Weise in der ersten Anlage begründet, sondern der Effect der Bewegungen, in welche das Gebildete durch den Fortgang seiner Entwicklung geräth[2].«

Schon aus dieser kurzen Schilderung, die sich nur auf das für unseren Zweck nothwendigste beschränkte, ergibt sich eine grosse Reichhaltigkeit an Gedanken, deren Bedeutung auch in dem gegenwärtigen Stand der embryologischen Wissenschaft noch nicht erloschen ist. Nicht minder interessant, als durch den Gewinn an allgemeinen Ergebnissen, erscheint jene Schrift durch zahlreiche Hinweise auf

---

[1]) Strelzoff, in einer seiner Arbeiten über Knochenwachsthum, gebraucht im Versuche, dasselbe Princip isolirt auf das Knochenwachsthum zu übertragen, hierfür den genau dasselbe sagenden Ausdruck, »ungleiches Wachsthum«.

[2]) l. c. pag. 353.

die der Embryologie noch vorliegenden ferneren Aufgaben, insoweit sich dieselben auf die Mechanik der Gestaltung beziehen. Es genüge hier die Bemerkung, dass Lotze insbesondere zur Bestimmung der physischen Anfangspunkte der Bildungsbewegung und zur Abmessung ihres Wirkungskreises auffordert!

Vergleichen wir die Grundanschauungen von Wolff mit jenen von Lotze, so begnügt sich Jener mit dem Gedanken, das merkwürdige Wachsthum des Keimes zu seiner Endform in Kräften zu suchen, welche der Materie des Keimes innewohnen; Dieser, entsprechend den Fortschritten insbesondere auf dem Gebiete der Physik, formulirt den ähnlichen Gedanken so: Das Gesetz des Ganzen ist bereits in den Molecülen des Keimes vorhanden. Während aber Jener einem eigentlichen Mechanismus der Entwicklung ferner steht, sich wenigstens für die Qualität der im Keime gelegenen Kräfte nicht entscheidet, erscheint bei Diesem die Mechanik der Gestaltung als der Kern seiner embryologischen Auffassung.

Einer Mechanik der Gestaltbildung sehen wir auch Pander huldigen, von dem Stadium der Entwicklung an, in welchem die Faltenbildungen der Keimscheibe hervortreten.

Die Annahme eines Wachsthums, welches nothwendig sei zur endlichen Erreichung der fertigen Form, findet sich bei Allen. Lotze nennt das hierbei stattfindende Wachsthum ausdrücklich ein ungleichförmiges. Doch sehen wir schon frühzeitig und zuerst Pander einen Unterschied aufstellen zwischen Wachsthum aus Vermehrung und einen solchen aus Vergrösserung der Kügelchen, aus welchen der Keim besteht, d. i. einen Unterschied zwischen numerischem und trophischem Wachsthum.

Im Uebrigen aber ist Lotze mit seinem Versuche, die gesammte ontogenetische Entwicklungsgeschichte in Mechanik aufzulösen, in wesentlichen Dingen über seine Vorgänger hinausgelangt. Hier ist ausser dem Princip der ungleichförmigen Vegetation das der Asymmetrie nach der Längen- und Verticalachse des Keimes, sowie das Princip der realisirenden Kräfte als Functionen der Entwicklungsbewegung besonders hervorzuheben; ebenso im Anschlusse hieran der Versuch einer Erklärung der Zellendifferenzirung zu verschiedenen Geweben. Wenn aber auch die Richtigkeit dieser Grundlagen durch Längs- und Querschnitte an dem sich entwickelnden Keime der verschiedensten höheren Thierclassen mit Leichtigkeit und zu jeder Zeit nachgewiesen und bestätigt werden kann, so fragt es sich weiterhin, ob in denselben bereits die Gesammtheit der Vorgänge

erschöpfend enthalten sei, welche wir gegenwärtig aus der Entwicklungsgeschichte der Keime kennen; oder ob vielmehr seitdem die positive Beobachtung ergänzende neue Grundlagen aufgedeckt hat. In der That dürfen wir als eine solche gegenwärtig wohl betrachten die Zellenwanderung, im Gegensatze zu derjenigen passiven Zellenbewegung, welche durch gegenseitigen Druck und Zug wachsender und aufeinander wirkender Zellen eines Keimes gegeben ist. Solchen Zellenwanderungen, als einem Mittel zur ferneren Ausbildung der Gestalt, begegnen wir nicht selten insbesondere bei der Ausbreitung des mittleren Keimblattes, sowohl bei Wirbelthieren als Wirbellosen. Vielleicht gehören zum Theil selbst diejenigen Zellenverschiebungen hierher, welche der Ausbreitung eines Keimes über die Dotterkugel zu Grunde liegen. Wie viel hier der genannten passiven oder activen Bewegung oder einem Zusammenwirken beider zuzuschreiben sei, lässt sich für jetzt noch nicht angeben. Was jedoch die Beurtheilung gerade der activen Bewegung oder Zellenwanderung von unserem allgemeinen und leitenden Gesichtspunkte aus betrifft, so dürfen solche Bewegungen natürlich niemals als willkürliche Thätigkeit aufgefasst werden; sie stehen vielmehr ebenso wie die passiven Bewegungen unter dem bestimmenden Einfluss des Stoffwechsels, welcher sie in geordneter Weise hervorruft und damit dem Zwang und der Nothwendigkeit unterwirft.

Verfolgen wir unseren geschichtlichen Ueberblick weiter, so begegnen wir ausser den bereits genannten noch anderen Bestrebungen, die Gestaltbildung nach ihren materiellen Ursachen zu begreifen. Ganz im Sinne der schon erwähnten Grundlagen sind folgende, von Bergmann und Leuckart aufgestellte Sätze aufzufassen: »Erscheint uns aber die Annahme nicht mehr fremdartig, dass zwischen den Eiern aller Thiere sich wichtige, wenn auch zarte materielle Verschiedenheiten finden, wissen wir ferner, dass auch die Samenfäden des männlichen Samens die mannigfaltigsten Verschiedenheiten wenigstens der Form darbieten, so wird uns auch die Ansicht nicht so sehr abschrecken, dass in einem jeden Dotter nach der Befruchtung die Nothwendigkeit zu einem Individuum einer bestimmten Thierspecies zu werden in der Qualität seiner Materie begründet ist. Jeder einzelne Entwicklungsmoment ist die nothwen-

[1]) Bergmann und Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie des Thierreichs, Stuttgart 1851.

dige Folge des vorausgegangenen und die Bedingung des folgenden.« Sie gebrauchen dabei folgendes Bild, das als solches hier eine Stelle finden möge: »Es ist wie bei einer nach bestimmten Gesetzen gezogenen Linie z. B. einer Spirale. Die Spirallinie kann nach den mannigfaltigsten Verhältnissen gebildet werden, aber der kleinste Theil einer gegebenen Spirale enthält die Formel in sich; wir mögen diesen Theil vom Anfange oder von irgend einer anderen Stelle hernehmen, stets ist mit ihm die Nothwendigkeit einer bestimmten Richtung gegeben, wenn die Linie weitergeführt werden soll, einer Richtung, welche in einer langen Strecke mit den Richtungen anderer Linien fast zusammenfallen, allmälig aber dennoch immer weiter und deutlicher von ihnen abweichen kann.«

Leuckart[1]) untersuchte ferner das Verhältniss zwischen der Grösse der Oberfläche und der Masse des lebendigen Inhaltes. Mit fortschreitendem Wachsthum nämlich, wie er hervorhebt, vergrössert sich die Oberfläche nur im Quadrat, die Masse dagegen im Kubus. Wenn die Oberfläche, welche für die Aufnahme und Absonderung von grosser Bedeutung ist, den Ansprüchen der Masse genügen soll, ist dadurch ein Moment gegeben für die Neubildung von Fläche, die sich z. B. in der Nothwendigkeit der Ausbildung einer inneren Cavität aussprechen kann.

In einer ganz nahen Beziehung zu unserem Gegenstande steht ferner das von Götte in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke behandelte, von ihm sogenannte »Formgesetz«. Es würde nicht am Platze sein, der Angaben dieses Forschers in ausführlicher Weise hier zu gedenken. Denn sehen wir ab von manchen Einzelheiten wie von seiner Beurtheilung des reifen Eies als einem todten Körper (ein dem Tode naher Körper ist das reife Ei allerdings) und seiner Annahme radiärer Diffusionsströme in einem bestimmt angeordneten Materiale, so entspricht der thatsächliche Inhalt seines Formgesetzes, dem Autor selbst unbewusst, mehr oder weniger vollständig den von Lotze entwickelten Principien, die damit eine neue Bestätigung erfahren.

Als ein Beispiel von der Anwendung unserer Grundlagen auf ein einzelnes Organ sei hier der Versuch von Wundt[2]) erwähnt,

---

[1]) Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie des Thierreichs, Stuttgart 1851. Troschel's Archiv Bd. 51.

[2]) Wundt, Lehrbuch der Psychologie, pag. 93; Leipzig 1873.

welcher die Faltungen der Gehirnoberfläche auf ein einfaches Wachsthumsgesetz zurückführt.

Der Gedankenkreis, welcher einen Mechanismus der Gestaltbildung erforderte und mit den gegebenen Erfahrungsmitteln auch nachwies, hat in neuester Zeit eine Bereicherung erfahren durch die Erkennung des morphologischen Vorganges der Befruchtung und Furchung, so dass man in Bälde geradezu von einem Theilungsmechanismus der Eizelle und ihrer Theilstücke wird sprechen können.

Den nachweisbaren executiven Mitteln der ontogenetischen Entwicklung fremd erscheint dagegen Darwin's Hypothese einer Pangenesis, seine Körnchentheorie, die er übrigens selbst ausdrücklich eine provisorische nennt. Zur Erklärung des in Frage stehenden Gestaltungsprocesses bedürfen wir keiner hypothetischen Körnchen; ebenso wenig aber der Plastidule von Haeckel[1]), obwohl des Letzteren Ausführungen in bildlicher Beziehung viel Instructives enthalten. Wir bedürfen ihrer nicht in höherem Grade, wie der überwundenen Extract- und Präformationstheorien und der Wirksamkeit sogenannter Naturideen. Der Unterschied zwischen den älteren, an sich zum Theil höchst sinnreichen, und der gegenwärtig allein mehr berechtigten zellularmechanischen Zeugungstheorie lässt sich nicht ganz unzweckmässig ausdrücken mit den Worten des Dichters: »Leicht bei einander wohnen die Gedanken, doch hart im Raume stossen sich die Sachen.« Als letztere sind natürlich in unserem Falle die Zellen des Keimes zu verstehen.

Hiermit sind meines Wissens alle selbständigen Leistungen auf diesem Gebiete erschöpft. Was mich selbst betrifft, so habe ich mich bemüht, das Princip der Mechanik der Gestaltbildung in einer, wie mir schien, gegenwärtig nicht unwichtigen Richtung zu prüfen, nämlich in seinem Verhältniss zur Transmutationslehre der Organismen. Denn es konnte nicht gleichgültig sein, ob beide grossen Principien in einem inneren Gegensatze stehen oder nicht: indifferent konnte das eine dem andern von vornherein nicht erscheinen. Ich glaubte dabei auf ein Moment hinweisen zu müssen, welches im Sinne einheitlicher Auflösung äusserlich zwar sehr differente Furchungsformen hervorzubringen vermag, obwohl die zu seiner Wirkung nöthige Veränderung im Keime nur eine sehr unscheinbare ist: das Moment der Spaltungsrichtung der Zellen oder Zellencomplexe.

[1]) Haeckel, Perigenesis der Plastidule, Berlin 1876.

Durch einige Beispiele beleuchtete ich dabei, welch kleine Aenderungen Platz zu greifen brauchen, um zu anfänglich unbegreiflichen Verschiedenheiten zu führen. Eine Drehung der Spaltungsrichtung eines Zellencomplexes nur um einige Grade vermag schon viel zu verändern. Die Ursache einer solchen Drehung der Spaltungsebene ruht freilich in der Eigenthümlichkeit des befruchteten Eies selbst; aber die Bewirkung dieser Drehung bedarf nur geringer Kräfte. Mechanik der Gestaltbildung und Transmutation bestreiten sich einander nicht. Entwicklungsgeschichtlich definirt ist die Lehre der Transmutation die Theorie steigender Complicirung niederster Entwicklungsmechanismen [1]).

Beide Lehren widerstreiten aber nicht nur einander nicht, sondern die eine unterstützt die andere. Bereits am Anfang dieses Capitels habe ich einiges hierauf Bezügliches angegeben; nämlich gerade vom zellularmechanischen Standpunkt aus müsse man behaupten: Die ersten Vertreter einer Art können nicht auf eine der Entstehung ihrer Nachkommen heterogene, sondern nur auf eine ähnliche Weise zu Stande gekommen sein. Man kann dies das zellularmechanische Princip homöomorpher Ahnen nennen.

Fassen wir nunmehr die Hauptergebnisse für unser Bedürfniss zusammen, so haben wir als Grundfunctionen der ontogenetischen Entwicklung zu betrachten:

1) Zellvermehrung, numerisches Wachsthum;
2) Zellvergrösserung, allgemeiner: trophische Formveränderung der Zellen, trophisches Wachsthum;
3) Zellenwanderung, fugitives Wachsthum. Man wird sich über diesen Ausdruck nicht aufhalten können, wenn man bedenkt, dass eine Stelle, nach welcher Zellen hinwandern, damit ein Wachsthum erfährt;
4) Zellendifferenzirung, differentielles Wachsthum.

Diese verschiedenen Wachsthumsformen würden aber niemals eine so wohlgeordnete Endform des Embryo zu erzielen im Stande sein, wie es zu unserer Bewunderung im normalen Falle geschieht, wenn sie nicht sowohl räumlich als zeitlich geordnet wären.

Die räumliche Ordnung spricht sich im Allgemeinsten aus als ungleichförmige Vegetation. Diese aber wird bei den höheren Thier-

[1]) Ueber Variabilität der Entwicklung. Sitzungsberichte der naturf. Ges. zu Leipzig, 1876.

formen genauer bestimmt durch eine asymmetrische Anordnung nach der Längen- und Verticalachse; hiermit ist zugleich die seitliche Symmetrie, die Bilateralität gegeben. Nach dem Princip der realisirenden Kräfte als Functionen der Entwicklungsbewegung bedarf die Anfangsform eines Organismus, das befruchtete Ei, nur eines verhältnissmässig einfachen Systems fester Punkte, um unter dem Einfluss der geeigneten äusseren Medien zu den complicirtesten Endformen zu gelangen. Als solche Punkte erkennen wir für jetzt den ersten Furchungskern, bestimmt durch Lage und chemische Beschaffenheit; mit seinem nur momentan fest bestimmten, bei ihm wie bei seinen Nachkommen im Uebrigen ruhelosen und periodisch wechselnden Inhalt; dieser ist umgeben vom Dotter, bestimmt durch relative Grösse zum ersten Furchungskern und durch seine chemische Beschaffenheit.

Ueber die zeitliche Ordnung des Ablaufs der erwähnten Wachsthumsvorgänge besitzen wir, mit Ausnahme der Furchung selbst, gegenwärtig noch zu wenig genaue Beobachtungen, als dass bestimmte Formeln abgeleitet werden könnten.

Vergleicht man den ontogenetischen Process mit rein physikalischen Vorgängen, so steht derselbe am nächsten der ungleichförmigen Expansion einer materiellen Kugel, oder von Theilen einer solchen. Der Vergleich passt jedoch begreiflicherweise eigentlich nur auf das trophische Wachsthum, während das numerische, fugitive und insbesondere das differentielle Wachsthum ausgeschlossen bleibt.

In Folge der materiellen Anordnung im befruchteten Ei und auf Grundlage eines darauf gegründeten Mechanismus sehen wir also den Keim aus seiner Anfangsform in eine Reihe von schon früher genannten Durchgangsformen gelangen, welche normal in regelmässiger Weise durchschritten werden, um schliesslich in die Endform auszulaufen und mit dieser, soweit es Gestaltbildung betrifft, eine gewisse Beruhigung zu erfahren; eine vollständige Beruhigung tritt nicht ein, so lange das Leben dauert[1]).

---

[1]) Als erläuternde Beispiele zu obigen Erörterungen können schon jetzt die auf den beigegebenen Tafeln enthaltenen Darstellungen normaler und anomaler Keime und Embryonen in Betracht gezogen werden; ebenso die in meiner Schrift »Primitivstreifen und Neurula« gegebenen Zusammenstellungen. Von Wirbellosen ist in dieser Beziehung besonders auf Selenka's Untersuchungen der Entwicklungsgeschichte der Echiniden hinzuweisen (Vorläufige Mittheilung in den Erlanger Sitzungsberichten, Mai 1879).

Die Bewegung also, die dem Ei durch die Befruchtung ertheilt wird, ist eine Bewegung zu einer in erkennbarem Mechanismus ablaufenden Theilung, Formveränderung, Wanderung, Differenzirung von Zellen. Und die Vererbung ist die Auslösung congruenter Bewegungsformen in Folge der Verbindung der germinalen Theilstücke der elterlichen Organismen. Dies gilt sowohl für die Vererbung des Artcharakters, als auch individueller Eigenschaften der unmittelbaren oder mittelbaren Erzeuger. Selbst die Vererbung erworbener Eigenschaften der Erzeuger lässt sich auf diesem Wege besser einsehen als auf anderen bisher versuchten, und ist deren Möglichkeit nicht so aussichtslos, als es scheinen möchte. Das von den Eltern während des Lebens vorzüglich gebrauchte körperliche System, sei es das Nervensystem, Muskelsystem, Darmsystem u. s. w. oder Theile von solchen, wird nämlich, soweit es der stärkere Gebrauch bedingt, auch in seinen Abfallproducten besonders hervortreten müssen. Diese Abfallproducte des Stoffwechsels aber können im Kreislauf als Reizmittel in demselben Sinne steigernd auf die Ausbildung der Germinaltheile der Erzeuger einwirken. Es muss wenigstens auf diese Möglichkeit hingewiesen werden; die Transmutationslehre an sich fällt nicht mit der Möglichkeit der Uebertragung erworbener Eigenschaften.

Hiermit ist das normale Gebiet, das uns zur Grundlage dienen muss für die Erörterung der Formstörung, in seine Bestandtheile zerlegt und kann es nicht schwer fallen, auch in diesem letzteren heimisch zu werden. Denn die Formstörung ist nicht etwas für sich selbst Bestehendes, das ohne das Dasein der normalen Grundlage existiren könnte, sondern ihr Dasein ist an die vorausgehende normale Form geknüpft. Treten wir also auch in das Reich der Formstörung ein, so werden immer noch die Spuren des Normalen erkennbar bleiben. Es kann durch das Eingreifen einer Störung der Anfang des Normalen niemals gänzlich aufgehoben werden, so frühe auch die Weiterbildung völlig von ihr unterdrückt zu werden vermag.

Was nun die allgemeinen Verhältnisse zuerst betrifft, so wird die Störung sich nicht anders geltend machen können als durch Veränderung oder Aufhebung jener genannten Grundfunctionen der normalen Entwicklung. Fehler der Zelltheilung, der Formveränderung und des Stoffwechsels, der Wanderung, Differenzirung der Zellen werden es sein müssen, welchen wir in frühen oder spä-

ten Stadien, auf kleinen Strecken oder in weitester Ausdehnung begegnen. Aber wenn dies auch der Fall sein wird, selbst die Grundzüge des gesetzmässigen Ablaufs jener Functionen müssen sich wiederfinden lassen, so grosse und selbst die ganze Anlage in ihrer frühesten Gestalt aufhebende Wirkungen er in seiner Störung entfalten kann. Störungen des Ablaufes können eintreten zu jeder Zeit der Entwicklung; die Anfangsform der Störung kann in jedem Stadium der normalen Entwicklung vorliegen. Können doch selbst absichtlich angestellte äussere Einwirkungen jeder Zeit einen Eingriff in den normalen Ablauf ausüben. So haben wir auch in der That Anfangsformen der Störung in den meisten Stadien der normalen Entwicklung kennen gelernt, sei es aus der Zeit der Furchung, der Ausbreitung des Keimes, der ersten Erscheinung und der allmäligen Vervollkommnung der Embryonalanlage.

Jede Störung hat nun aber für sich selbst wiederum nicht nur eine Anfangsform, sondern auch, wenn anders die erste Setzung einer Störung das Leben der betroffenen Anlage nicht aufhebt, Durchgangsformen und eine Endform und so geht hieraus schon eine beträchtliche Complication der zu erwartenden Erscheinungen hervor.

Qualität und Quantität einer Störung möge sein, welche man will, wenn sie nur noch Weiterentwicklung der Anlage zulässt, das anfänglich gesetzte, primäre Störungsfeld wird bei der innigen Verbindung und Wechselwirkung aller Theile des Keimgebietes seine Wirkungen auch auf anfänglich noch normal gelassene Theile des Keimgebietes ausdehnen können und ausdehnen müssen, ganz nach der Bedeutung der betroffenen Stelle für den Ablauf des normalen Entwicklungsmechanismus. Gerade in dieser Beziehung tritt ein grosser Unterschied des Erfolges auf zwischen Störungen, die einen fertigen und die einen wachsenden Organismus treffen. Dieser Unterschied betrifft den Erfolg der Störung theils auf ihrem primären Felde, theils in ihrer Fernwirkung, auf ihrem secundären Felde. Im wachsenden Organismus hätte jenes primäre Störungsfeld einmal für sich selbst eine Formleistung zu erfüllen, diesen oder jenen Organtheil, oder selbst Organcomplex zu bilden gehabt, die nun Veränderungen oder Ausfall erleiden. Dem primären Störungsfeld gesellt sich aber noch ein secundäres zu, grösser oder kleiner, bedeutungsvoller oder minder bedeutungsvoll, nach der Rolle des ersteren für die Gesammtgestaltung. Das secundär in Mitleidenschaft gezogene Feld kann wieder andre in den Störungskreis hereinziehen, bis die ganze Anlage leidet. Alle diese morphologischen

Leistungen, die man als ento- und ectoplastische unterscheiden kann, auf der einen, Störungen auf der anderen Seite fallen bei Eingriffen, die den erwachsenen Organismus treffen, hinweg.

Als normale entoplastische Leistungen eines Keimscheibenbezirkes oder allgemeiner eines Keimbezirkes mögen also diejenigen morphologischen Leistungen aufgefasst werden, welche dieser Keimbezirk auf seinem eigenen Gebiete als abgeschlossener Binnentheil gesetzmässig hervorzubringen hat. Bei eingreifender Störung laufen die betreffenden gestörten Leistungen auf dem primären Störungsfelde ab. Als normale ectoplastische Leistungen dagegen mögen diejenigen bezeichnet sein, welche derselbe Keimbezirk kraft seiner materiellen Verbindung mit dem übrigen Gebiete des Keimes auf die Formbildung dieses letzteren ausübt; bei eingreifender Störung zeigt sich deren Wirkung auf dem secundären Störungsfelde. Die ectoplastischen Leistungen der verschiedenen Keimbezirke sind im Einzelnen auf normalem Gebiete noch nicht abschliessend untersucht, indessen durchsichtig genug, wo die normale Entwicklungsgeschichte des Thieres genau bekannt ist. Als Hauptsatz kann gelten: Die ectoplastische Dignität der verschiedenen Keimbezirke ist ungleichwerthig. Gerade die genaue Untersuchung früher Stufen von defectiver Formstörung vermag für die weitere Kenntniss dieser Leistungen nützlich zu sein. Die ungleiche ectoplastische Thätigkeit der verschiedenen Keimbezirke wird auch bei der Beurtheilung unseres neuen Beobachtungsmateriales deutlich in die Augen fallen.

Hiermit soll nicht geleugnet werden, dass der sich entwickelnde Keim geschehene Eingriffe, insoweit sie gewisse Grenzen nicht überschreiten, in ihrer schädlichen Wirkung durch Ausgleichungsbestrebungen paralysiren könne. Sehen wir doch Regenerationen ganzer Körpertheile selbst an höheren Thierembryonen sehr gewöhnlich eintreten, wenn dieselben künstlich entfernt worden waren.

Gerade die so augenfällige und nothwendige Verkettung entoplastischer und ectoplastischer Störungen, deren Grad nach dem Angegebenen abhängig ist von der normalen ento- und ectoplastischen Dignität der betroffenen Keimbezirke, macht es verständlich, welch seltsame Bildungen durch Störung des Entwicklungsmechanismus zu Stande gebracht werden können. Denn diese Verkettung eröffnet dem weiterlaufenden Mechanismus ungewöhnliche und neue Bahnen. Dass trotzdem noch immer etwas Gesetzmässiges an dem Durchgangs- oder End-

stadium selbst der grössten Formstörung wahrgenommen werden müsse, ergibt sich leicht.

Die Lebensenergie der in ihrer Entwicklung gestörten Anlage ist zwar wesentlich abhängig von der physiologischen Dignität der betroffenen Keimbezirke; doch kommen hierbei auch Nebenumstände in Betracht, wie besonders die Verknüpfung mit Gemellität. Im Allgemeinen lässt sich für alle Fälle bemerken, dass das Leben einer gestörten Anlage so lange bestehen werde, als die Möglichkeit eines genügenden Stoffwechsels es bedingt.

Was die Qualität der störend einwirkenden Ursachen betrifft, so ist bereits anfangs hervorgehoben worden, dass schon die germinalen Theilstücke Krankheiten unterworfen sein können; hierauf folgt abnorme Befruchtung, hinsichtlich der zeitlichen Verhältnisse und der Zahl der eindringenden Spermatozoen; sodann das ganze Heer von Schädlichkeiten, welche von der nächsten oder ferneren Umgebung aus eine Anlage zu beeinflussen vermögen.

Ob die ausgeübten Reize auf das primär getroffene Feld zerstörend, seine plastische Kraft sistirend oder bloss verlangsamend, temporär beschleunigend und darauf erschlaffend einwirken, kann hier nicht im Einzelnen weiter ausgeführt werden, aber es ist klar, dass die Möglichkeit für alle diese ersten Folgen gegeben ist.

Ebenso bedarf es kaum eines Hinweises, dass die ausgeübten Reize, sowie sie nicht nothwendig alle Keimblätter des primären Reizungsfeldes zugleich treffen müssen, andererseits auch in Folge verschiedener Reizempfänglichkeit der verschiedenen Keimblätter nicht auf alle mit gleichen Folgen einwirken werden, selbst wenn sie sämmtlich zugleich vom Reize getroffen worden sind.

Mit den hiermit entwickelten Grundlagen ist unser neues Beobachtungsmaterial einer Beurtheilung nach den verschiedenen im Früheren angegebenen Richtungen zu unterziehen.

V. Beurtheilung des neuen Beobachtungsmateriales.

Die Beurtheilung des im III. Abschnitt beschriebenen neuen Beobachtungsmaterials, auf den ersten Blick schwierig erscheinend, gelingt leicht, nachdem im Vorausgehenden hinreichende Grundlagen gewonnen und die Bahn frei gemacht worden ist. Sie wird ausserdem selbstverständlich anzuknüpfen haben an die specielle

normale Entwicklungsgeschichte, an deren für uns wichtigste Hauptsätze nur erinnert zu werden braucht. Wie schon am Schlusse des historischen Ueberblickes über das zu betretende Gebiet auseinandergesetzt worden, liegt in erster Linie das Bedürfniss vor, an der Hand der gegebenen Thatsachen die specielle Entwicklungsgeschichte der hochgradigen Formstörungen zu verfolgen und die hieraus sich ergebenden Schlussfolgerungen nach allen Richtungen zu ziehen. Diese werden auch für die specielle normale Entwicklungsgeschichte nicht gewinnlos sein und auf das Verhältniss zwischen morphologischer Entwicklung oder Formbildung und histologischer Entwicklung oder Differenzirung neues Licht werfen. Damit hängt zugleich die Untersuchung des Verhältnisses zwischen pathologischer und normaler Entwicklung zusammen. Sodann ist das an den Knochenfischen gewonnene Ergebniss zu vergleichen mit den entsprechenden grossen Formstörungen in der Entwicklung der übrigen Wirbelthiere. Die vorhandenen wichtigen Uebereinstimmungen werden sofort mit grosser Schärfe und Sicherheit in das Auge fallen. Es bleibt alsdann noch übrig, das Verhältniss des Auftretens defectiver Monstra zur Zwillingsbildung und endlich ihr Verhältniss zum normalen Thierreich in das Auge zu fassen.

Bezüglich der normalen Entwicklung der Knochenfische erinnere ich an folgende Vorgänge:

Nachdem der befruchtete Keim, der in Gestalt einer dicken Scheibe den einen Pol der Dotterkugel einnimmt, durch den Furchungsprocess in eine grosse Zahl von Zellen zerlegt ist und nachdem während dessen eine vorübergehende Furchungshöhle aufgetreten war, beginnt allmälig eine Verschiebung und Ausbreitung der Zellenmassen über die Dotterkugel aufzutreten, während zugleich eine Sonderung der Zellenmassen in die verschiedenen Keimblätter erfolgt. Der Randtheil der sich ausbreitenden Keimscheibe gewinnt dabei (— nach Kowalevsky's Angabe vom Jahre 1870[1]) durch Umschlag —) an Dicke und bildet so den Randwulst oder Keimring, den embryogenen Wulst von Lereboullet, während der Mitteltheil sich verdünnt. Indessen hat sich auch eine niedrige »Keimhöhle« gebildet. Der Keimring ist aber von seiner ersten Bildung an nicht von gleicher Mächtigkeit in seinem ganzen Umfang, sondern am mächtigsten ausgebildet an einer Stelle, an welcher mit weiterer

[1]) Berichte der naturforschenden Gesellschaft in Kiew, 1870. Entwicklung der Haie.

Ausbreitung der Keimscheibe immer deutlicher und bestimmter die vordere Embryonalanlage hervorzutreten beginnt. Diese enthält die Anlage des Kopfes. So verhält es sich bei den grossen Eiern der Fische, deren Formstörungen zu beurtheilen sind; bei kleinen Eiern findet zwar derselbe Vorgang statt, die Ausbreitung des Keimes pflegt aber so rasch zum Abschluss zu kommen, dass mit ihrer Vollendung eine Differenzirung der vorderen Embryonalanlage noch nicht eingetreten ist. Denken wir uns den Keim von Fig. 1 Taf. XXXIX regelmässig durchfurcht, so haben wir einen normalen Ausgangspunkt vor uns. Fig 4 zeigt uns dagegen den Keim weiter ausgebreitet und auf der Stufe der normalen vorderen Embryonalanlage.

Der ferner ablaufende Mechanismus ist nur die Fortsetzung des bisherigen und läuft, wie ich gerade durch das natürliche Experiment der Hemididymusbildung bei den Fischen beweisen zu können glaube, in der conjunctiven Form der Primitivstreifenbildung ab. Diese besteht darin, dass zwei vorher getrennte, unter Umständen weit von einander abliegende Keimstreifen durch allmäliges Zusammenrücken sich miteinander verbinden und durch diese Verbindung zuerst die mittlere, darauf die hintere Embryonalanlge der vorderen anfügen und dieselbe in dieser Weise zur totalen Embryonalanlage machen. So wird aus einem Ringtheil des Keimes ein Achsentheil des Embryo. Es erhellt, dass die beiden Keimstreifen gegeben sind durch die beiden symmetrischen Hälften des Keimrings. Die totale Embryonalanlage ist also das Ergebniss eines Conjunctionsphänomens.

Das Schema des ganzen Vorgangs lässt sich auch mit den wenigen Worten zusammenfassen: Die Flächen-Bewegung der Keimzellen ist eine ungleichmässige; wie ich dies schon an anderem Ort hervorgehoben habe. Wäre sie eine gleichmässig centrifugale, so würde zwar, da die Keimscheibe die Oberfläche einer Kugel zu überschreiten und einzuhüllen hat, ein Verschluss der Keimpforte erreicht und der Dotter vollständig eingeschlossen werden müssen, aber es käme dabei nicht zur Ausbildung einer Embryonalanlage, wie sie das Ergebniss des normalen Vorgangs ist. Sie ist aber eine ungleichmässige in folgender Weise. Ein Theil des durchfurchten Zellenmateriales von excentrischer Lage erleidet die geringste centrifugale Verschiebung durch geringstes Flächenwachsthum, während das übrige Zellenmaterial eine grössere Verschiebung durchzumachen hat, durch stärkeres Flächenwachsthum. Das stärkste

Flächenwachsthum und die grösste Verschiebung des Zellenmateriales liegt dem Orte der geringsten Verschiebung und des geringsten Flächenwachsthums gerade gegenüber, wenn wir uns den betreffenden Parallelkreis vorstellen. Zwischen beiden extremen Stellen folgen nun alle Abstufungen der Bewegung oder der Grösse des Flächenwachsthums. Die Stelle der geringsten Flächenbewegung wird zur vorderen Embryonalanlage, die der grössten zur hinteren, die der zwischenliegenden Stufen zur mittleren Embryonalanlage. Denn es ist klar, sowie eine Stelle der Keimzellenmasse relativ Ruhe bewahrt, während die übrigen in allmäliger Abstufung beschleunigte Bewegung besitzen, muss ein bilateral-symmetrischer Längsstreifen von Substanz sich ansammeln, welcher mit seiner Achse in einem Meridian liegt. Zu bemerken ist nur noch, dass während der allmäligen Conjunction des Keimrings dessen Substanz sich zusammendrängt, wodurch die Länge der totalen Embryonalanlage eine kürzere wird, als es ausserdem der Fall wäre.

Diese kurze Zusammenfassung der Entwicklung der Embryonalanlage genügt, um über das gesammte, unsrer Beurtheilung vorliegende Beobachtungsmaterial Licht zu verbreiten. Gewiss, der normale Ablauf hat an den meisten unsrer Fälle die tiefgreifendsten Störungen erfahren, aber überall ist noch der normale Mechanismus, wenn auch nur spurweise, zu erkennen und schimmert durch die hemmungslos weitergelaufene Störung deutlich hindurch. Nicht ein einziger Fall bleibt unerklärlich, so gross die Abweichung auch erscheinen mag; denn auch die grösste zeigt sich dem allgemeinen Gesetz unterworfen. Neue Fragen werden sich dagegen allerdings erheben und nicht alle werden kurzer Hand zu beantworten sein. So ist es also erforderlich, die verschiedenen Fälle auf ihre Eigenthümlichkeiten zu prüfen.

a) Entwicklungsmodus der grossen Formstörungen.

Von den in Abschnitt III unter A beschriebenen Fällen anomaler Keime aus der Zeit der beendeten Furchung hat nur der unter A, 2 (Fig. 2) erwähnte besonderes Interesse, während es genügt, bezüglich der beiden anderen auf die Beschreibung und die Figuren 1 und 3 zu verweisen. Jener Keim zeigt uns abnorme Dünne bei abnormer Ausbreitung und abnormer Grösse der Furchungskugeln, die bereits in kleinere Elemente zerfallen sein sollten. Er ist nicht allein aus abnormer Furchung hervorgegangen, sondern selbst das

ungefurchte Keimmaterial, der sogenannte Bildungsdotter musste in unzureichender Menge vorhanden gewesen sein. Unzureichende Quantität von Keimmaterial muss in gleicher Weise vorausgesetzt werden bei einer Reihe etwas weiter vorgeschrittener Keimscheiben, die keinen Keimring entwickelt hatten, obwohl ihr Mittelfeld an Dicke normale Mittelfelder in keiner Weise überwog. Ein Theil der unter B genannten Fälle gehört hierher, während ein anderer Theil als auf mangelhafter Vermehrung der Keimzellen beruhend zu erklären ist. Eine scharfe Grenze zwischen Mangel aus anfänglich vermindertem Keimmaterial und Mangel aus zurückbleibender Zellenvermehrung lässt sich übrigens für den concreten Fall kaum nachweisen, wenn der letztere auf dem Grenzgebiete liegt.

Von viel gewichtigerer Bedeutung und den Schwerpunkt unserer Untersuchung bildend erscheinen die zahlreichen unter C und D aufgeführten Fälle mangelhafter oder fehlender partieller oder totaler Embryonalanlagen.

Bei der Beurtheilung der unter C enthaltenen mangelhaften und fehlenden Embryonalanlagen kann man entweder vom hochgradigsten Mangel, der fehlenden totalen Embryonalanlage ausgehen, oder von der relativ geringsten Störung, der mangelhaften vorderen Embryonalanlage. Die Wahl des letzteren Ausgangspunktes könnte bestimmt werden durch die Erwägung, dass wir in Fällen eben beginnenden Mangels, da sie der Norm am nächsten stehen, durch Vergleichung mit dieser das innere Wesen der vorliegenden Störung am leichtesten und schärfsten zu erblicken vermöchten. Da jedoch andererseits an die Störung geringeren Grades eine ganze Stufenfolge höherer Grade bis zum endlichen Fehlen der totalen Embryonalanlage sich anreiht und die Vermuthung entsteht, dass weniger qualitative als quantitative Unterschiede die einzelnen Fälle von einander trennen, so liegt es näher zu erwarten, es werde gerade die Massenhaftigkeit der Störung das innere Wesen derselben am deutlichsten erkennen lassen.

Ich entscheide mich für letzteren Gesichtspunkt, ohne von vornherein den Unterschied der extremen Fälle als einen bloss quantitativen und sämmtliche als aus einer und derselben Ursache hervorgegangen bezeichnen zu wollen.

Dass in jenen Fällen in der That eine mangelhafte Ausbildung oder selbst ein Fehlen der verschiedenen Strecken der totalen Embryonalanlage bis zu deren völligem Verschwinden vorliege und nichts

Anderes, das unterliegt keiner weiteren Beurtheilung, sondern es ist in dieser Hinsicht auf Beschreibung und Abbildungen zu verweisen. Es kann sich nur darum handeln, ihre Entwicklungsgeschichte richtig zu erkennen und dadurch zu erfahren, von welchen Vorgängen sie bewirkt worden sind.

Um hier sicher zu gehen, ist zu bedenken, dass der normal durchfurchte Keim eine Zellenmasse darstellt, deren einzelne Elemente alsbald in Bewegung von verschiedener Beschleunigung gerathen und mit dieser ungleichförmigen Bewegung den Raum einer Kugeloberfläche durchschreiten, wie dies oben gesagt worden. Setzen wir den Fall, alles Uebrige verhalte sich gleich und es trete nur statt der normalen ungleichförmigen Bewegung eine gleichförmige centrifugale Bewegung des Zellenmateriales ein, ein Fall, auf welchen oben schon kurz hingewiesen wurde, so bedarf es durchaus keines Mangels an Zellenmaterial, um statt einer normalen totalen Embryonalanlage einen Acephalus höchsten Grades hervorzubringen, wie er uns z. B. in den vom Hecht beschriebenen und abgebildeten Fällen so überraschend entgegentritt (Fig. 12 u. 13 Taf. XL). Ich will nicht behaupten, dass in den genannten Fällen vom Hecht der Mangel der vorderen und mittleren Embryonalanlage einzig und allein auf geänderter Anordnung eines quantitativ hinreichenden Zellenmateriales beruhe, obwohl der Keimring in Fig. 12 und 13 an Dicke und Ausbreitung die hintere Embryonalanlage des normalen Hechtes weit übertrifft und offenbar mehr Material enthält als der hinteren Embryonalanlage zukommt. Ein vergleichender Blick auf den Rest des normalen Keimrings in Fig. 15 belehrt hierüber auf das Ueberzeugendste. Es liegt vielleicht ausserdem immer noch ein gewisser Mangel an Keimmaterial in allen 3 mitgetheilten Fällen vom Hecht vor und betheiligt sich dieser Mangel an dem Zustandekommen des Mangels der Embryonalanlagen; dies lässt sich schwer entscheiden und kommt es übrigens auf diese Entscheidung auch gar nicht an. Denn sicher bedarf es nicht nothwendigerweise eines Zellenmangels, um überhaupt eine derartige Deformität hervorzurufen, sondern bloss einer veränderten Bewegung und Massenanordnung des Zellenmaterials. Von dem Einfluss des Mangels an Material auf das Zustandekommen solcher Bildungen wird später noch die Rede sein.

Hieraus folgt, dass Zellenmassen, welche bei normaler Anordnung an typischer Stelle eine regelmässige vordere Embryonalanlage hervorgebracht haben würden, sich bei geänderter Massenanordnung

an einem ganz anderen Orte befinden müssen, in anderer Aufstellung und Gruppirung, wenn auch immer noch mit erhaltener seitlicher Symmetrie. Was zunächst die Knochenfische betrifft, denn diese sind für jetzt unseres Planes und der Einfachheit wegen allein im Auge zu behalten, so sehr der Blick sich auch nach den übrigen Wirbelthieren wendet — so sehen wir in dem zu erwägenden Falle vom Hecht alles Keimzellenmaterial schliesslich zu einem, das Blastostomion umkreisenden und endlich verschliessenden Ring zusammengedrängt. Seine Form hat mit der nach beendeter Furchung vorhandenen einigermassen Uebereinstimmung, hinsichtlich seiner Lage ist er jedoch der Lage des durchfurchten Keimes gerade entgegengesetzt. Es hat zwar die Abweichung etwas Ursprüngliches an sich, insofern die normale totale Embryonalanlage aus ringförmiger Anordnung der Keimstreifen sich entwickelt; letztere aber ist normal nur transitorischer Art, während hier eine neue und veränderte, durch bedeutende Zusammendrängung des Materiales ausgezeichnete Ringform erreicht wurde, statt zweier symmetrischer Längsstreifen, deren vordere und hintere Enden bogenförmig ineinander übergehen sollten.

Bei der Betrachtung dieser eigenthümlichen Anordnung des Keimzellenmateriales und damit also des Materiales zu allen Organanlagen erheben sich mehrere Fragen. Da die für die verschiedenen Organe bestimmten Keimzellen nicht fehlen, sondern zu einem grossen Theil, soweit er nämlich die vordere und mittlere Embryonalanlage betrifft, nur dislocirt sind, so fragt es sich, ob trotz der eingetretenen Dislocation und in der neuen Form des Ganzen die betreffenden Keimzellenlager Organe zur Entwicklung bringen können. Sodann, ob, wenn die Organe in ihrer regelmässigen Form sich nicht entwickeln können, doch die histologischen Elemente ihren Charakter entweder zu erreichen oder zu bewahren vermögen.

Was die Ausbildung von Organen betrifft, so leuchtet ein, dass für wenige auch nur die räumliche Möglichkeit einer einigermassen normalen Form in der neuen Lage der Dinge gegeben ist. Aber auch die übrigen mechanischen Bedingungen für ihre Ausbildung sind jetzt so ganz andre geworden, dass nur wenige Organe nicht auf das Intensivste in ihrer Entwicklung störend berührt werden müssten. Auf Grund dieser geänderten Bedingungen müssen für die meisten Organe ganz andre Formen resultiren, soweit es überhaupt zur Entwicklung von Organen und Systemen kommen kann. Man denke an die Aenderung, welche die Form des Medullarrohrs,

des Darmrohrs erreichen müsste; sie würden die Gestalt des Ganzen als Ringe wiederholen müssen. Die Ausbildung eines Gehirns normaler Form ist ein Ding der Unmöglichkeit geworden. Aber auch in zwei normalen, wenn auch nur vorn verbundenen Hälften wird es sich nicht anlegen können, schon weil normal beide Hälften sich gegenseitig beeinflussen. So ist es fraglich, aber dennoch nicht ganz unmöglich, dass an dem Ringe einmal ein Auge werde beobachtet werden können. Schlimmer noch liegen die Bedingungen für die Ausbildung eines Herzens, obwohl die für dasselbe bestimmten Zellengruppen vorhanden sind. Günstiger, trotz der vorhandenen Dislocation, sind die Verhältnisse wieder für die Urwirbelbildung. Urwirbelgliederung ist von Lereboullet wirklich auch beobachtet worden. Auch die Entwicklung der hinteren Embryonalanlage ist in derartigen Fällen nicht nothwendig behindert (s. Fig. 14); wiewohl im andern Fall auch ihre Elemente aus der Ringform nicht heraustreten müssen, sondern in ihr verbleiben können. Im Ganzen nun wird es Sache künftiger Beobachtungen sein müssen, den Breitegrad der Organdifferenzirung unter solch neuen Bedingungen aufzusuchen. Auf eine bei hochgradigen Acephalen des Menschen öfters angeführte Beobachtung kann dagegen an dieser Stelle aufmerksam gemacht werden, nämlich auf das Vorkommen von Kopfhaaren oberhalb des Nabels. Dies Vorkommniss beruht, wie sich schon jetzt ganz deutlich zeigt, auf nichts Anderem, als auf einer, wenn auch in anderer Form sich vollziehenden Dislocation von Epidermis der Kopfhaut. Gerade epidermale Gebilde werden am wenigsten Behinderung ihrer Entwicklung durch geschehende Dislocationen zu erfahren haben.

Ungleich interessanter ist die Frage nach der Möglichkeit histologischer Differenzirung der Zellenmassen einer so hochgradig gestörten Anlage. Wenn wir aber schon sehen, dass durch die Zusammendrängung des Zellenmateriales auf eine ringförmige Scheibe statt auf zwei Längsstreifen die Organbildung nicht vollständig unterdrückt, wenn auch in andre Formen gedrängt und den verschiedensten Hemmungen ausgesetzt werden könne, so werden wir noch weniger an der Möglichkeit histologischer Differenzirung zweifeln können. Es genügt einen Blick auf die wohl ausgeprägten Keimblätter des Acephalen vom Hechte in Fig. 16 und 17 zu werfen, um dies sicher zu stellen. Sind in der Folge nur die äusseren Bedingungen gegeben, wie die Möglichkeit der Ernährung, der Raum für Zelltheilung, so steht nichts im Wege, dass die schon vorhandene

Differenzirung auch noch weitere Fortschritte mache. Denn es ist zu bedenken, dass die Hauptphasen histologischer Differenzirung sehr frühzeitig erreicht werden und in unserem Falle schon überwunden sind.

Nach der Betrachtung der vorliegenden hochgradigen Acephalen des Hechtes, die in dem Falle, als die hintere Embryonalanlage nicht aus der Ringform heraustritt, zu Amorphen werden, — denn Acephalen hohen Grades sind es zunächst in Wirklichkeit und Niemand, der auch nur die gewöhnten späten Stufen von Acephalen des Menschen und der Säugethiere genauer kennt, wird hieran zweifeln — wenden wir unsere Aufmerksamkeit jener colossalen Deformität des Lachses zu, welche darin besteht, dass die totale Embryonalanlage fehlt und nichts vorhanden ist als die Dotterkugel, die von einer dünnen gleichförmigen Blase, dem Dottersack, eingehüllt wird (s. Fig. 10).

Die Bildungsweise dieser sonderbaren Deformität konnte, wie bei der Beschreibung (pag. 694 C 10) bemerkt wurde, soweit es die unvollständig durchsichtige Dotterhaut gestattete, theilweise während des Lebens beobachtet werden. Von einem gut abgegrenzten Keimring war zur Zeit der Beobachtung eben so wenig zu sehen, als von irgend einer Embryonalanlage. Dennoch schliesst sich die Bildungsweise der Deformität enge an die der Acephalen des Hechtes an, indem der Randtheil der Keimscheibe bei beiden concentrisch vorrückte, ohne eine vordere, ohne eine mittlere Embryonalanlage hervorgehen zu lassen, indem der Rest des Dotterloches, das Blastostomion, in beiden Fällen endlich, wenn auch langsam, zum Verschluss gelangte. Während aber bei den deformen Hechten ein breiter und dicker Substanzgürtel das Blastostomion umgab und endlich verschloss, so fehlt jede beträchtlichere Substanzanhäufung bei der uns beschäftigenden Missbildung des Lachses vollständig und konnte die Verschlussstelle hier nur andeutungsweise bemerkt werden. Es fehlte bei ihr also auch die hintere Embryonalanlage, die dem hinteren Leibesabschnitt vom Blastostomion rückwärts den Ursprung gibt. Mit den Hecht-Acephalen darin übereinstimmend, dass beide hervorgegangen sind aus gleichmässiger centrifugaler Verschiebung der Keimzellenmasse, gehen beide Fälle weiterhin auseinander. Während es nämlich zweifelhaft bleiben muss, ob bei den Hecht-Acephalen irgend ein Mangel an Keimzellenmaterial vorhanden war, so ist es eben so gewiss, dass bei dem Lachse jener Fehler der Keimzellenbewegung verbunden war mit einem hochgradigen Mangel an Zellenmaterial selbst.

Das Fehlen der totalen Embryonalanlage ist hiernach charakterisirt durch fehlerhafte (gleichmässig centrifugale) Bewegung und gleichzeitige Mangelhaftigkeit des Keimzellenmaterials, während die vorher erwähnten Acephalen wesentlich oder ausschliesslich bloss aus fehlerhafter Bewegung des normalen Materials hervorgegangen sind. Im concreten Falle zu entscheiden, ob Dislocation, oder Mangel und in welchen Graden beide eine Acephalie verursacht haben, ist offenbar schwer, oft unmöglich. In der Anfangsform einer Acephalie könnte dies nur durch Volumbestimmung des Zellenmateriales des Keimrings, wenn auch bloss annähernd erreicht werden; für gewöhnlich wird man auf schwankende Abschätzungen angewiesen sein.

Wenden wir eine solche Schätzung auf die beiden bisher mit Absicht zurückgestellten Acephalen geringeren Grades vom Lachs (Fig. 5 und 6, Beschreibung pag. 689 C 1 und 2) an, bei deren einem die vordere Embryonalanlage nur in Spuren entwickelt ist, während sie bei dem andern etwas besser, wenngleich noch sehr mangelhaft hervortritt, so dürfte insbesondere der Acephale Fig. 6 wesentlich auf Mangel an Material beruhen; denn der gesammte Keimring zeigt grosse Schwäche, wie die spurweise vordere Embryonalanlage selbst, während jener ausserdem verdickt erscheinen müsste. Was dagegen Fig. 5 betrifft, so sind die an die vordere Embryonalanlage stossenden Theile des Keimrings allerdings von etwas kräftigerem Aussehen als gewöhnlich und ist möglicherweise eine gewisse Dislocation von Material an dem Zustandekommen dieses Acephalen betheiligt, wenn auch wohl nicht ausschliesslich, sondern verbunden mit gleichzeitigem Mangel. Ich will es nicht weiter versuchen, auseinander zu setzen, in welcher Weise diese beiden Formen sich würden weiter entwickelt haben, sondern nur hervorheben, dass in beiden Fällen an eine nachträgliche Erholung des bestehenden Mangels und ein Einlaufen in die Norm nicht gedacht werden kann.

Für das Zustandekommen der beschriebenen Acephalen des Hechtes (Fig. 12 und 13) hatte sich eine gleichförmige centrifugale Bewegung des Keimzellenmaterials von wesentlicher Bedeutung gezeigt; eine ebensolche, verbunden mit bedeutendem Mangel an Keimzellenmaterial, für das Zustandekommen des Amorphus des Lachses (Fig. 10 Taf. XXXIX). Eine normale ungleichförmige Bewegung war dagegen eingeleitet worden in der Entwicklung der niedrigeren Grade von Acephalie des Lachses in Fig. 5 und 6, während

zugleich Mangel besonders in dem einen der Fälle sich ausdrückte. Setzen wir den Fall, die Bewegung der Keimzellen werde normal eingeleitet und vollziehe sich ungleichförmig, wie es der Norm entspricht, bis zur vollkommenen oder unvollkommenen Ausbildung einer vorderen Embryonalanlage, werde aber von hier ab allmälig zu einer gleichförmigen, anomalen, und sei zugleich mit solcher Mangelhaftigkeit des Keimrings verbunden, dass es zur Ausbildung einer hinteren Embryonalanlage nicht kommen kann, so ist das Ergebniss dieser Anordnung ein Acormus oder Pseudacormus, Cephalide, ein sogenannter Engelskopf, mit fehlendem oder rudimentärem Rumpf. Einen nicht zur vollständigen Endform gelangten Fall dieser Art unter den Fischen sehen wir in Fig. 11 vom Salmling. Würde sich bei übrigem gleichen Verhalten eine hintere Embryonalanlage ausbilden, für welche alsdann der Keimring genügende Substanz besitzen müsste, so wäre das Ergebniss ein Embryo mit vorhandenem vorderen und hinteren Leibesabschnitt, fehlendem Mittelrumpf, immer aber vorhandenem Dottersack; eine Anomalie, die von Dareste bei dem Kalbe auf später Stufe gesehen und Heteroide genannt wurde. Es ist leicht verständlich, in welcher Weise statt Fehlens des Mittelleibes ein rudimentärer Mittelleib entstehen würde. Ein Acormus, und nicht allein dieser, kann auch noch auf andere Weise zu Stande kommen, nämlich durch mangelhafte Conjunction der beiden vorhandenen Leibeshälften, welche wichtige Ursache von Formstörung sogleich im Zusammenhang zu erörtern sein wird.

Wenn nun die Entwicklung von Acephalen, Acormen, Amorphen bis zu diesem Punkte untersucht ist, so muss hier ergänzend hinzugefügt werden, dass natürlicherweise einerseits auch völlig normal angelegte Embryonalanlagen in ihrem weiteren Wachsthum durch irgend eine äussere oder relativ äussere Ursache zu irgend einer Zeit der Entwicklung in mehr oder minder eingreifender Weise gestört werden können mit der Folge, dass die ganze Anlage oder ein Theil derselben zu Grunde geht oder zurückbleibt; dass andrerseits die verschiedenen Abtheilungen einer totalen Embryonalanlage mit solchen inneren Unregelmässigkeiten schon anfänglich angelegt werden können, dass ihr ferneres Wachsthum, obwohl es äusserlich bis dahin normal erschien, sie selbst dem Untergange oder Defect entgegenführt.

Aus solchen Störungen hervorgegangene Anlagen erblicken wir in den defecten Formen der Fig. 8 u. 9 (Beschr. p. 690, C 4 u. 5). Von beiden genannten Fällen lässt sich schon allein mit Rücksicht

auf die Beschaffenheit ihrer Keimscheiben mit Sicherheit behaupten, dass die Umwachsung der Dotterkugel nicht würde erreicht worden sein. Unregelmässigkeiten der Kopfanlage, wie wir sie hier in etwas weiterer Entwicklung sehen, können aber bis zu einem gewissen Grade sehr wohl verbunden sein mit normaler Anlage und zeitweiser Weiterentwicklung des übrigen Körpers und umgekehrt.

Eine sehr interessante Reihe von Formstörungen bilden weiterhin die nunmehr zu besprechenden Spaltbildungen, welche man entwicklungsgeschichtlich in primäre und secundäre unterscheiden muss. Während es bisher zweckmässig erschienen war, von hochgradigen Formstörungen auf die geringeren überzugehen, so liegt hier der umgekehrte Weg am nächsten. Die diesem Gebiete angehörigen neuen Beobachtungen sind die auf pag. 694 unter D beschriebenen, Fig. 19—24, Taf. XLI abgebildeten Fälle.

Um dieselben zu beurtheilen bedarf es vor Allem der Ueberlegung, dass entweder mangelhafte Conjunction vorher distanter Keimstreifen, oder Trennung vorher schon auf normale Weise verbundener Keimstreifen Spaltbildungen hervorzurufen vermögen. Auf erstere Art entstehen die primären, auf letztere die secundären Spaltbildungen.

Untersuchen wir unsere verschiedenen Fälle Fig. 19—24 auf ihre Entstehung und fassen zu diesem Zwecke die vorhandenen Dehiscenzen der vorderen Embryonalanlage in das Auge, so wird man anfänglich gewiss versucht sein, dieselben als Producte secundärer Spaltbildung aufzufassen, d. h. also anzunehmen, dass die ursprünglich normal angelegten Köpfe durch eine von innen nach aussen wirkende ausdehnende Gewalt in zwei weit divergirende Hälften auseinandergetrieben worden seien. Der Zwischenstreifen *mi*, der die beiden divergenten Hälften noch miteinander verbindet, würde dabei aufzufassen sein als ein stark ausgedehntes medianes Verbindungsstück der beiden Hälften, welche selbst übrigens mit ihren vorderen Enden bogenförmig in einander übergehen.

Berücksichtigt man, vor fernerer Prüfung der letzteren Fälle, diejenigen Dehiscenzen, in welchen ausser dem Klaffen der vorderen Embryonalanlage zugleich mehr oder minder lange Strecken der mittleren Embryonalanlage gespalten sind, so liegt umgekehrt der Gedanke weit näher, dass zum Zustandekommen dieser Spaltbildung es nicht erst eines Auseinanderweichens schon verbunden gewesener Embryonalhälften bedürfe, sondern dass, da der Rumpf des Embryo normal durch Conjunction zweier distanter Keimstreifen entsteht, man-

gelnde Conjunction die Ursache dieser Spaltbildung sein werde. Bei diesem Entstehungsmodus würde die Zwischenmembran *mi*, welche wie früher bemerkt aus der Deckschicht und dem primären Entoderm besteht, der einzige Theil sein, welcher die normale Conjunction vollzogen hätte, er müsste denn im anderen Falle als ganz neue Bildung erscheinen. Wenn man aber bei der Prüfung der zugleich mit Dehiscenz des Kopfes und Rumpfes behafteten Fälle zu dem Urtheile gelangt, sie als primäre Spaltbildungen zu betrachten, wie stellt sich dazu das entgegengesetzte Urtheil über die Spaltbildungen, welche bloss die vordere Embryonalanlage betreffen? Man wird nicht wohl zwei einander entgegengesetzte Ursachen an dem Zustandekommen derselben Spaltbildung betheiligt betrachten dürfen, sondern man wird, was den einen Theil des Embryo spaltete, auch für den andern Theil gelten lassen müssen. Ist dies aber der Fall, so wird man sich nicht bloss für die mittlere Embryonalanlage, sondern auch für die vordere zur Annahme einer primären Dehiscenz entscheiden müssen. Betrachtet man auch die distanten Keimstreifen in den verschiedenen Figuren genauer, so macht nicht ein einziges Paar in seiner Form den Eindruck, als ob dieselben aus vorhergehender Verbindung getrieben worden wären, sondern als ob im Gegentheil eine Kraft sie gehindert habe, sich mit einander zu verbinden. Es genügt auf die eigenthümlichen Biegungen und den Haken der Keimstreifen hinzuweisen. Secundäre Spaltbildungen entwickeln sich ausserdem im Gegensatz zu unseren Fällen, wenn wir Erfahrungen von höheren Thieren hier in Anwendung bringen dürfen, auf etwas späterer Entwicklungsstufe und zwar wohl auch bei ihnen auf Grundlage von stärkeren Serum-Ansammlungen im Medullarrohr, wie bei den höheren Wirbelthieren. Sie müssen aber dadurch auch ein anderes Ansehen gewinnen, als unsere primären Fälle.

Ist die Annahme richtig, dass unsere Fälle von vorderer Dehiscenz auf mangelnder Conjunction seitlicher Zellenmassen beruhen, so tritt damit für die normale Entwicklung der vorderen Embryonalanlage der Knochenfische eine neue Beurtheilung ein. Denn ich erblicke in der vorhandenen Lagerung der distanten Seitenhälften der vorderen Embryonalanlagen unserer anomalen Fälle geradezu den wesentlichen Weg, welchen auch normal die Substanz zur Constituirung der vorderen Embryonalanlage einschlägt. Normal würde dieser Vorgang nur weniger deutlich ausgeprägt äusserlich sichtbar sein und in mehr verdeckter Weise ablaufen, während er nunmehr, bei Dazwischen-

kunft irgend eines Hindernisses der Conjunction, offen und scharf ausgeprägt zu Tage tritt. Dies würde schon von den unmittelbar hinter den Augenblasen gelegenen Theilen der Embryonalanlage gelten müssen. Ausdrücklich sei bemerkt, dass die beiden distanten Hälften der vorderen Embryonalanlage nicht bloss Faltungen des Blastoderm, sondern dicke Substanzwülste darstellen, wie auf dem Schnitte (Fig. 27) am besten hervortritt. Wie schon bei andrer Gelegenheit angegeben, erscheint damit die totale Embryonalanlage in allen ihren Theilen als ein ununterbrochener Substanzring, der mit den beiden Hälften der Anlage des Vorderhirnes beginnt, über das Mittelhirn u. s. w. sich erstreckt, in die Rückenwülste und endlich in den Keimring übergeht. Da wir nun thatsächlich wahrnehmen, dass normal die anfangs breiten Hälften der vorderen Embryonalanlage bei weitergehender Entwicklung sich mehr und mehr gegen die Medianlinie zusammendrängen, sich verschmälern und gleichzeitig erhöhen, so würde in diesem späteren Vorgang nur eine Fortsetzung desjenigen liegen, der die vordere Embryonalanlage überhaupt zur ersten Ausbildung brachte, beruhend auf einer Conjunction seitlicher Zellenmassen hier am relativ ruhenden Punkte der Keimscheibe, wie weiter rückwärts an den Punkten beschleunigter Bewegung.

Wenn wir zurückblicken auf die grosse Rolle, welche geänderter Bewegung von Zellenmassen bei den bisher betrachteten Formstörungen zukam, so haben wir bei den primären Dehiscenzen normal eingeleitete, aber in ihrem Vollzug gehinderte Zellenbewegung, während der Grundzug der früheren Acephalen- und Amorphenbildungen theils in einer anomal eingeleiteten Zellenbewegung, theils in Zellenmangel gefunden wurde. Die Acormenbildung hob dagegen an mit normal eingeleiteter Bewegung, um anomal auszulaufen und so zur Umwachsung der Keimpforte zu gelangen, wobei wiederum Zellenmangel compliciren konnte. Welches sind die Endergebnisse der normal eingeleiteten, aber am Vollzug gehinderten Zellenbewegung bei der Spaltbildung? Bemerken wir zuerst, dass auch mit dieser Form Zellenmangel sich compliciren könne, wofür in Fig. 21 ein gutes Beispiel vorliegt; und untersuchen wir vorher, welcher Umstand die Conjunction der seitlichen Zellenmassen, sei es zur Bildung der vorderen oder mittleren oder endlich hinteren Embryonalanlage, zurückhalte. Sind es Missverhältnisse zwischen Dotter und Keim, ist es eine Trägheit der eingeleiteten Zellenbewegung, die ich, um es zu wiederholen, nicht als eine willkürliche active, sondern eine passive, im Stoffwechsel begründete, auffasse;

es ist schwer, zu einer bestimmten Entscheidung zu gelangen. Spaltbildungen solcher Art scheinen durch Erschütterungen, auch durch Einwirkung störender Temperaturen künstlich hervorgerufen werden zu können: es würde dies eine Verzögerung der normalen Geschwindigkeit der Zellenbewegung in der That zu bedeuten haben. Auch ist bemerkenswerth, dass alle vorhandenen Fälle in ihrer Ausbildungsstufe hinter der normalen von gleicher Bebrütungszeit beträchtlich zurückgeblieben sind.

Was die Ausgänge dieser Formstörung betrifft, so sind spätere Stufen ausser von Lereboullet noch von verschiedenen Beobachtern[1]) und auch von mir beschrieben worden, welche durch ihre Endformen beweisen, dass ein endlicher Verschluss in gewissen Fällen noch möglich ist, mit mehr oder weniger weitgehender Störung der Organe und Systeme. Andere Fälle dieser Art sterben frühzeitig ab, wovon ich mehrere Beobachtungen besitze, in welchen der Verschluss des Dotterloches nicht erreicht worden war. Es bedarf keiner weitläufigen Auseinandersetzung, dass es je nach Lage und Ausdehnung der Dehiscenz zu sehr verschiedenen Ergebnissen kommen könne, zu Acormen, Amorphen, Heteroiden, selbst Acephalen.

Bisher war von der ectoplastischen Dignität der einzelnen Keimscheibenbezirke im besonderen Falle noch nicht die Rede. Sie wird sehr auffallend erkennbar gerade bei den Spaltbildungen. Jede Stelle der Keimscheibe, die für sich selbst nicht die richtige Entwicklung einschlägt, nach dem Früheren also entoplastische Anomalie erzeugt, wirkt in diesen Fällen ectoplastisch in der Weise ein, dass der Zusammenhang der beiden Leibeshälften verloren gehen und die Gesammtanlage vernichtet werden kann.

Es ist leicht, auch bei den übrigen Formen die Anwendung zu machen. Man erinnere sich an die ectoplastische Wirkung dislocirter Keimzellenmassen, die sich keilförmig in den Ring der übrigen Anlage einschieben und deren Bahn ohne weitere Einwirkung anderer Ursachen in völlig abweichende Richtung treiben. Man erinnere sich an die eben dadurch gestörte Herzbildung u. s. w.

An der letzten der beschriebenen Formanomalien, die an sich nicht zu den grossen Störungen gehört, der Schiefstellung der Embryonalanlage, Fig. 25, tritt das ectoplastische Moment einer

[1]) So insbesondere von J. Oellacher, Mesodidymi von Salmo salvelinus, Berichte der k. Akademie zu Wien 1873.

Keimscheibenstrecke ebenfalls sehr deutlich zu Tage und es möge deshalb dieser Bildung hier kurz gedacht werden. Wie schon bei der Beschreibung (pag. 700 unter E) angegeben wurde, verdankt diese Bildung ihren Ursprung einem Ueberwiegen oder einer Mangelhaftigkeit einer Körperseite, obwohl sie nicht bedeutend sein kann; möglicherweise ist der Hakenfortsatz, der starke Wulstung zeigt, ursächlich dabei betheiligt, was mit Rücksicht auf die normale Bedeutung des Hakenfortsatzes nicht auffallen könnte. Sei dies der Fall oder nicht, der einseitige Unterschied, an sich entoplastischer Natur, wirkt ectoplastisch so sehr auf die gesammte vorhandene Embryonalanlage ein, dass ihre Stellung nicht weniger als etwa 30° von der normalen abweicht.

In anderer Beziehung ist die Unabhängigkeit der verschiedenen Abtheilungen der totalen Embryonalanlage von einander eine grosse, so dass die vordere Embryonalanlage fehlen kann, während die mittlere und hintere sich ausbildet, so lange die Ernährungsmöglichkeit gegeben ist; so dass vordere und mittlere Embryonalanlage fehlen können, während die hintere sich kräftig entwickelt und eine Zeit hindurch vegetirt. Die Ursachen für das eine und andere Verhalten ergeben sich aus dem Modus der Entstehung der totalen Embryonalanlage und ihrer einzelnen Abtheilungen von selbst und liegt darin nichts Auffallendes, wie man es in früherer Zeit hat finden wollen.

Mit dieser Darstellung ist die eine und wichtigste der diesem Abschnitt vorbehaltenen Aufgaben, die specielle Entwicklungsgeschichte der grossen defectiven Formstörungen der Knochenfische in ihren Grundzügen zu erkennen und ihren Zusammenhang mit der normalen Entwicklungsgeschichte darzulegen, erfüllt und in Betreff der übrigen Aufgaben das Folgende zu bemerken.

b) Vergleichung mit den Formstörungen der übrigen Wirbelthiere.

Es würden hier zuerst die Haie in Betracht zu ziehen sein. Denn sie stehen einerseits den Knochenfischen in ihrer normalen Entwicklung sehr nahe, andrerseits vermitteln sie den Uebergang von den Knochenfischen zu den Vögeln. Doch besitze ich über ihre Entwicklungsanomalien keine eigenen Erfahrungen und unterlasse es, die einfachen theoretischen Constructionen auszuführen.

Was die Vögel und im Besonderen das Hühnchen betrifft, so sind die Beobachtungen frühzeitiger Formstörungen immerhin noch spärlich zu nennen. Aus der Zeit der Anlage des Medullarrohres dagegen sind zahlreiche anomale Fälle beobachtet worden. Es liegt nicht in meiner Absicht, dieselben einzeln zu untersuchen. Sie sollen vielmehr im Allgemeinen beurtheilt und mit denjenigen der Knochenfische verglichen werden.

Es würde ein Leichtes sein, grosse Verschiedenheiten zwischen der normalen Entwicklung der Knochenfische und des Hühnchens von der Oberfläche abzuschöpfen und der Vergleichung dadurch Hemmnisse zu bereiten. Dies würde aber zugleich sehr unphysiologisch sein. Es ist besser, zwar unbefangen den obwaltenden Verschiedenheiten gegenüber zu stehen, ebenso unbefangen aber auch die tieferliegenden inneren Uebereinstimmungen zu würdigen.

Im Allgemeinen haben wir hier zu rechnen mit denselben Principien, welche sich für die normale und anomale Entwicklung der Knochenfische massgebend erwiesen haben. Insoweit die normale Entwicklung abweichende Verhältnisse darbietet, werden natürlich auch die anomalen Formen Beeinflussungen zeigen müssen.

Im Besonderen verhalten sich die verschiedenen Theile der totalen Embryonalanlage des Hühnchens folgendermassen: Die vordere Embryonalanlage ist gegeben durch den der Area lucida angehörigen d. i. den primären Theil des Primitivstreifens: hierzu kommt die erst etwas später deutlich hervortretende Apophysis cephalica (Kopffortsatz) desselben. Letztere deutet nicht die ganze Kopfanlage an: der hintere Abschnitt des Kopfes, vom Gehörlabyrinth rückwärts, gehört dem Vordergebiet des Primitivstreifens an. Der secundäre Theil des Primitivstreifens entwickelt sich aus der Substanz des Keimrings (der area opaca) des Hühnchens und stellt den Haupttheil der mittleren und die hintere Embryonalanlage dar. Letztere umschliesst hier nicht den Rest des Dotterloches, welches erst am fünften Bebrütungstage zum Verschlusse gelangt: sondern es entwickelt sich im Bereich der totalen Embryonalanlage ein secundäres Blastostomion. Axipetale Verschiebungen von seitlich gelagerten Zellenmassen spielen ferner bei der Entstehung des normalen Primitivstreifens der Vögel gleichfalls eine ganz bedeutende Rolle und sind besonders hervorzuheben. Denn der Primitivstreifen der Vögel besteht auf der ersten Stufe seiner Ausbildung aus einem zwischen dem Ectoderm und Entoderm liegenden mesodermalen Zellenstrange, welcher von den Seiten nach der Längsachse hingetreten ist: darauf erst folgt

die axiale Betheiligung des Ectoderm an seiner ferneren Ausbildung, in einer noch nicht festgestellten Weise.

Die vorkommenden Störungen knüpfen ihrerseits wiederum an einen Mangel des Materiales, an mangelhafte Zellvermehrung oder endlich an Fehler der Zellenbewegung an. Zu ihnen tritt dann noch das grosse Heer secundärer Störungen, welche an einer bereits normal angelegten oder wenigstens normal erscheinenden Embryonalanlage auftreten können. Die Fehler der Zellenbewegung selbst ereignen sich entsprechend unseren früheren Betrachtungen entweder in der Weise, dass die Bewegung eine anomale Richtung einschlägt oder dass sie in ihrem Ablaufe aufgehalten wird. Als ein sehr häufiges Ergebniss mangelhafter Zellvermehrung macht sich hier besonders deutlich geltend das gänzliche Unterbleiben oder mangelhafte Auftreten von Faltenbildungen.

Auf diesen Grundlagen entwickeln sich Acephalen, Acormen, Amorphen in wesentlich übereinstimmender Weise wie bei den Fischen und sind auch in Wirklichkeit Fälle von mangelhaft ausgebildeter vorderer Embryonalanlage (so wurde fehlender Kopffortsatz wahrgenommen)[1], sowie von totalem Mangel der Embryonalanlage[2] mehrfach beobachtet worden. Von letzterer Art besitze ich selbst einen Fall. Die bestehenden Verschiedenheiten der normalen Entwicklung, die sich besonders in dem modificirten Verhältniss des Keimrings zur totalen Embryonalanlage ausdrücken, werden insbesondere bei den Spaltbildungen hervortreten müssen. Gleichwohl kann man auch hier primäre und secundäre Spaltbildungen unterscheiden. Als primäre Formen sind diejenigen zu kennzeichnen, bei welchen die Medullarfalten nicht oder nur mangelhaft zur Ausbildung kommen. Secundäre Formen sind jene, bei welchen das bereits geschlossene Medullarrohr durch Ansammlung von grösseren Flüssigkeitsmengen Ausdehnungen oder Zerreissungen erfährt. Es ist klar, dass damit auch die nächste Umgebung, besonders die Urwirbel, in Mitleidenschaft gezogen werden müssen. Gerade über die Spaltbildungen der Vögel sind die teratologischen Erfahrungen sehr reichhaltig und ist auch deren künstliche Herstellung von den eben genannten Autoren mit Glück versucht worden. Die Reptilien werden, wie man aus der ähnlichen normalen Entwicklung schliessen muss, auch in ihren Formstörungen den Vögeln sehr nahe

[1] Dareste, Production artificielle des monstruosités.

[2] Panum, Untersuchungen über die Entstehung von Missbildungen, Tafel I.

stehen. Mehr ist es zu bedauern, dass wir von den Amphibien und den verwandten Gruppen so spärliche Beobachtungen anomaler Fälle besitzen. Aber auch bei ihnen, dem total sich furchenden Ei, stösst wenigstens die theoretische Construction, gegründet auf die normale Entwicklung, keineswegs auf besondere Widerstände.

Am schwierigsten allerdings liegen die Verhältnisse bei den Säugethieren, wenn wir auf die der Entwicklung des Primitivstreifens vorausgehende Zeit zurückgreifen wollen. Der Punkt, auf dessen Entscheidung gegenwärtig am meisten ankommen wird, ist der, ob der geschlossene Blastoporus des Säugethierkeimes andauernd der Entodermkugel adhärent bleibt und am gegenüberliegenden Pole die Keimblasenflüssigkeit sich ansammelt, wie es VAN BENEDEN beschreibt, oder ob vielmehr die Flüssigkeitsansammlung zwischen beiden Blättern an demjenigen Pole stattfindet, an welchem die Keimpforte zum Verschluss gelangt. Ist letzteres der Fall, und es sind Gründe vorhanden, die dafür sprechen, so würde sich für den sogenannten Embryonalfleck, welcher aus dem primären Entoderm und dem bedeckenden Ectodermtheil besteht, die der Annahme VAN BENEDEN's entgegengesetzte Lage ergeben.

Ueber diesen schwierigen Gegenstand werden jedoch erst fortgesetzte Untersuchungen sicher entscheiden lassen und damit auch offenes Feld für die Anknüpfung schwieriger teratologischer Fragen, soweit sie eben die Säugethiere betreffen, herstellen. Wenden wir uns aber zur Stufe des bereits angelegten Primitivstreifens, so ist leicht wahrzunehmen, dass eine ausnehmend grosse Uebereinstimmung mit der von den Vögeln bekannten Anordnung im normalen Zustande vorliegt, an welchen anschliessend nach dem Vorausgehenden auch die defectiven Störungen zu beurtheilen sein werden.

Die Bildungen eines Amnion, einer Allantois, eines Nabelstranges und einer Placenta vermögen die Formen der anfänglich gegebenen grossen Störungen zum Theil zwar in ihren Endstadien zu modificiren und zu compliciren, aber nicht im Entferntesten die Principien ihrer ersten Anlage zu berühren. Amnion, Allantois und Placenta können ihrerseits wieder Formanomalien unterliegen und damit consecutive Störungen herbeiführen: für die Entstehung einer anomalen vorderen, mittleren, totalen Embryonalanlage erscheinen sie aber ohne alle Bedeutung, denn sie sind ja zu jener Zeit überhaupt noch gar nicht vorhanden. Von der Bedeutung der Allantois bei Zwillingsbildungen wird alsbald die Rede sein.

Was die einzelnen Formen betrifft, so sind dieselben auf so

frühen Stufen, wie sie im Vorausgehenden bei den Fischen behandelt worden sind, bis jetzt noch nicht gesehen worden. Doch werden sich wie bei den vorausgehenden Classen erstens in ihren verschiedenen Abschnitten mangelhafte Embryonalanlagen wiederfinden, zweitens spätere Degenerationen ursprünglich, entweder wirklich oder scheinbar, normal gebildeter Embryonalanlagen.

Einen zu der letzteren Reihe gehörigen menschlichen Acephalen (solitären Ursprungs) hat kürzlich Schenk, einen andern ich selbst zu untersuchen Gelegenheit gehabt, wie an früherer Stelle bereits angegeben worden ist.

Was die erstere Reihe betrifft, so gehören zu ihr zum Theil vielleicht mehrere, in der Literatur beschriebene Fälle von abortiven menschlichen Eiern, welche als serumgefüllte Blasen ohne Spur eines Embryo gekennzeichnet werden. Ich glaube, dass man es bei diesen mit primären Amorphen zu thun habe, welche dem oben beschriebenen Amorphus vom Lachs an die Seite zu stellen sind. In beiden Fällen ist es überhaupt nicht zur Ausbildung einer Embryonalanlage gekommen. Man könnte diese Form von Säugethieramorphen Amorphus cysticus nennen, zum Unterschiede von dem Amorphus globosus Gurlt, welcher auf secundärer Degeneration einer, wenn auch vielleicht partiell defecten Embryonalanlage beruht und nothwendig mit Zwillingsbildung verbunden ist, während der Amorphus cysticus als solitäre Bildung auftritt.

Ueber die Entwicklung des letzteren würde man sich folgende Vorstellung zu machen haben: Die »Keimblase« (Metagastrula van Beneden) und der Embryonalfleck sind zur Anlage gekommen: der Embryonalfleck erzeugt aber keinen Embryo, sondern bleibt flach ausgebreitet. Mittleres und inneres Keimblatt breiten sich aus und so kann es zu einer theilweise dreifach geschichteten Blase kommen, innerhalb deren das Serum zunimmt. Ein Nabelstrang fehlt natürlich hier. Ein baldiger Abortus führt das Ende herbei.

Wenn der Embryonalfleck dagegen eine entweder schon anfänglich deforme oder secundär degenerirende Embryonalanlage ausbildet, so wird es zu einer der von Schenk und mir beschriebenen Formen oder zu einem Acormus, Amorphus kommen müssen. Da aber das Herz gerade in den schwereren Fällen fehlerhaft oder nicht sich anlegt, so wird der ferneren Ernährung und weitergehenden Ausbildung früher oder später gleichfalls eine Schranke gesetzt und die Ausstossung der Frucht wird die gewöhnliche Folge sein.

c) Verhältniss zur Gemellität.

Schon durch die vorausgehende Auseinandersetzung ist eine nahe Veranlassung gegeben, das Verhältniss der Formstörung zur Gemellität, über welches die Meinungen noch weit auseinandergehen, in Erwägung zu ziehen. Zu einem Theile fällt die Bestimmung dieses Verhältnisses dem folgenden, von den Mehrfachbildungen handelnden Abschnitt zu. Da aber die defectiven Formstörungen der Mehrfachbildungen wesentlich von den Einfachbildungen aus zu beurtheilen sind, so kann, indem Einiges aus dem Folgenden anticipirt wird, zweckmässiger Weise schon jetzt in die Beurtheilung des Gegenstandes eingetreten werden. Im anderen Falle würde der letztere durch eine Verschiebung auf den folgenden Abschnitt eine sehr störende Zersplitterung erfahren müssen. Das später Beizubringende wird sich demnach nur als eine Ergänzung zu dem gegenwärtig Mitzutheilenden verhalten.

Wenn in dem Vorausgehenden der Beweis geführt worden ist, dass alle grossen Formstörungen solitär vorkommen können, welches ist denn nun ihr Verhältniss zur Zwillingsbildung oder überhaupt zu den Mehrfachbildungen? Das Verhältniss ist ein dreifaches. Die beschriebenen Formstörungen kommen einmal auch bei den Mehrfachbildungen vor und entwickeln sich bei ihnen genau nach denselben Gesetzen. Es ist auch nicht einzusehen, warum sie bei ihnen fehlen sollten. Der folgende Abschnitt wird mit einer Reihe thatsächlicher Beobachtungen diesen Satz zur vollständigen Klarheit bringen.

Das Verhältniss ist zweitens dadurch ausgezeichnet, dass Mehrfachbildung als eine directe Ursache sich geltend machen kann zur secundären Degeneration einer vorher normalen Anlage. Als ein drittes Verhältniss endlich kann bezeichnet werden, dass Mehrfachbildung als die Ursache auftritt zur ferneren Erhaltung und Weiterentwicklung einer anomalen Embryonalanlage, welche ohne Dazwischenkunft einer Mehrfachbildung einem baldigen Absterben verfallen gewesen wäre.

Wollte man ein System der grossen Formstörungen aufstellen, so ist zur ferneren Beurtheilung der bei Zwillingsbildung vorkommenden Formstörungen vor Allem erforderlich, dass man normal zwischen der gleichzeitigen Entwicklung zweier oder mehrerer getrennter Eier in einem Uterus, und der Entwicklung zweier oder

mehrerer Embryonen in einem Ei streng unterscheide. Als ein Ei gilt hier die Eizelle mit ihrer Hüllmembran. Man pflegt beide ihrem Wesen nach völlig verschiedene Fälle immer noch mit dem gemeinsamen Namen Zwillingsbildungen zu bezeichnen. Nachdem aber ihre grundsätzliche Verschiedenheit als festgestellt betrachtet werden darf, ist es an der Zeit, auch getrennte Namen anzuwenden. Unter Gemellität, Zwillingsbildung, verstehe ich den ersteren Fall, gleichzeitige Entwicklung zweier oder mehrerer befruchteter Eier in demselben Uterus, oder (bei Vögeln) in derselben Eischale. Ausbildung zweier oder mehrerer Embryonen auf Grundlage eines Eies hingegen nenne ich Cormus- oder Stockbildung[1]), gleichgültig ob zwei oder ein Amnion, ob die Leiber der Embryonen mit einander verwachsen sind oder nicht, im Gegensatze zur Solitärbildung, dem normalen Falle, in welchem aus einem Ei sich bloss ein Embryo entwickelt. Sind bei den Stockbildungen die einzelnen Componenten an ihren Leibern mit einander verwachsen, so haben wir Synadelphen vor uns; sind sie dagegen nicht verwachsen, sondern durch eine zwischenliegende Keimhautstrecke von einander getrennt, Diadelphen. Die einzelnen Componenten beider Gruppen heissen Stocklinge, während der Name Zwillinge, Drillinge u. s. w. für diejenigen Embryonen reservirt bleibt, die sich in getrennten Eiern gleichzeitig entwickeln und die also an und für sich vollständig zu den solitären Bildungen gehören.

Ein System der grossen defectiven Formstörungen wird demnach unterscheiden müssen:

1) Acephali, Acormi und Amorphi solitarii. Deren primäre Formen betreffen defecte Embryonalanlagen: die secundären entstehen durch Degeneration einer bestehenden, wirklich oder scheinbar normalen Embryonalanlage. Sie kommen vor bei den Fischen, wie bei den übrigen Wirbelthieren und ebenso beim Menschen. Sie entwickeln sich eine Zeitlang fort und sterben frühzeitig ab.

2) Acephali, Acormi und Amorphi cormarii. Sie finden sich gleichfalls in allen Classen und zerfallen bei den Säugethieren mit Uebergängen bei den übrigen Amnioten in zwei Abtheilungen:

---

[1]) Ob ein echter, auf Theilung beruhender Cormus oder ein ebensolcher Pseudacormus vorliege, soll hier nicht entschieden werden. Dies hindert aber nicht die Nothwendigkeit obiger Unterscheidung.

a) synadelphi, mit Verwachsung der Leiber;
b) diadelphi, mit Trennung der Leiber.

Die erste Abtheilung bildet die sogenannten Parasiten. Von grösserem Interesse ist für uns die zweite Abtheilung. Bei den Diadelphen hängen, wie gesagt, die zwei oder drei aus einem Ei hervorgegangenen Embryonalanlagen in den eigentlich embryonalen Zonen nicht mit einander zusammen. Die eine oder andere dieser Anlagen kann, wie Beobachtungen an Synadelphen der Knochenfische unwiderleglich darthun, entweder primär defect sein oder für sich selbst secundär degeneriren, wie bei den solitären Bildungen, wie bei den Synadelphen. Für diese primären und secundären Formen besteht aber im Falle der Diadelphie und Synadelphie die Möglichkeit einer Ernährung durch den Blutkreislauf des gesunden Componenten, falls ein eigener Kreislauf nicht zu Stande kam, nicht genügend sich ausbildete oder wieder aufhörte. Diese Ernährung durch den gesunden Componenten kann geschehen entweder in Folge bereits gegebener Gefässverbindung durch den Dottersackkreislauf, oder in Folge erst werdender, durch Allantoidenverwachsung. Um letzteren Fall zu Stande zu bringen, ist erforderlich, dass der defecte Component im Stande gewesen ist, eine Allantois auszubilden. Dies wird bei geringeren Graden des Defectes möglich sein; bei höheren Graden wird dies aber nicht der Fall sein können, um so weniger als das Herz ein ursprüngliches Kopforgan ist und mit grösseren Defecten der vorderen Embryonalanlage auch seinerseits Defecte oder selbst Ausfall erleiden muss.

Eine besonders auffallende secundäre Form von Acephalus, Acormus, Amorphus diadelphus und synadelphus ist endlich die, in welcher ein ursprünglich gesunder Component durch die Gegenwart eines zweiten, aus demselben Ei hervorgegangenen gleichfalls gesunden Genossen in Folge der Verbindung der beiderseitigen Dottersackgefässe oder in Folge einer Allantoidenverwachsung in seiner ferneren normalen Entwicklung aufgehalten und zur allmäligen Degeneration gebracht wird. Die Allantoidenverwachsung als Ursache secundärer Degeneration ursprünglich normaler Anlagen bedarf keiner eingehenderen Schilderung. Sie geht, wie insbesondere Claudius [1]) gezeigt hat, einher mit Umkehrung des Kreislaufes des einen, in Folge dessen degenerirenden Fötus und kann es auch nicht zweifelhaft sein, dass alle secundären Formen defectiver Stö-

[1]) Claudius, Die herzlosen Missgeburten.

rung hierdurch zu Stande kommen können, also secundäre Acephalen verschiedenen Grades, secundäre Acormen und Amorphen. Der durch die Kreislaufänderung zur Ausbildung gelangende Defect muss indessen nicht nothwendigerweise so gross sein, dass eine mangelhafte Entwicklung der oberen oder unteren Leibeshälfte oder gar des Gesammtkörpers die Folge wäre; es kann in den geringsten Graden die äussere Form des Körpers ziemlich vollständig erhalten sein, während wesentlich nur der selbständige Kreislauf eine Aenderung erfahren hat. Bezeichnet man auch fernerhin, aber mit Zugrundelegung eines physiologischen Eintheilungsprincipes, diese ganze secundäre Gruppe von Acephalen, Acormen und Amorphen mit dem Namen Acardiaci, so würde derjenige Theil derselben, welcher mit fast vollständiger Erhaltung der ganzen Körperform auftritt, Acardiacus eumorphus[1]) zu nennen sein, im Gegensatze zum Acardiacus amorphus, der den höchsten Grad der Formstörung in dieser Gruppe darstellt.

Wenn man auch, mit Zugrundelegung positiver Beobachtungen an Knochenfischen und im Hinblick auf die bekannten späteren Stufen von Formstörungen der Säugethiere und des Menschen mit Nothwendigkeit zu dieser Unterscheidung geführt wird, so wird gleichwohl eine geraume Zeit dahingehen müssen, bis an den Säugethieren und dem Menschen die unumgänglichen Beobachtungen der erforderlichen frühen Entwicklungsstufen gemacht sein werden.

Was schliesslich das Verhältniss der betrachteten, vor Allem der primären, in der Embryonalanlage bereits gegebenen Formstörungen zu niedriger stehenden Abtheilungen des normalen Thierreichs betrifft, so würden sich mindestens Anknüpfungspunkte an entsprechende Normalformen auffinden lassen. St. Hilaire nahm, wie schon früher bemerkt, keinen Anstand, selbst secundär degenerative Formen, wie die Acardiaci, mit dem normalen Thierreich zu vergleichen. Immerhin ist zu bemerken, dass sowohl die secundären, wie die primären Formen frühzeitigem Untergang entgegengehen. Entschieden wichtigere Beziehungen als zum normalen Thierreich bestehen dagegen zur normalen Entwicklungsgeschichte der betreffenden Arten selbst und ist hierauf an entsprechender Stelle bereits die nöthige Rücksicht genommen worden.

[1]) Acardiacus anceps, Ahlfeld.

(Ende des ersten Abschnittes.)

Nachträge zu „Carpus und Tarsus".

Von

Dr. G. Born.

(Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.)

Mit Tafel I.

I.

Die beiden Arbeiten, welche ich, angeregt durch GEGENBAUR's bahnbrechende Untersuchungen, vor einigen Jahren über den Carpus und Tarsus der anuren Amphibien und der Saurier geliefert habe (No. 4 und 5 des Litteraturverzeichnisses), sind seither von einer Reihe Autoren theils bestätigend erwähnt, theils auch in ihren thatsächlichen Angaben, so wie in ihren Deutungsversuchen mehr oder weniger entschieden angegriffen worden. LEYDIG (No. 7 und 8), BRÜHL (No. 9), STECKER (No. 10) und HOFFMANN (No. 13) sind ausführlicher auf meine Darstellung eingegangen; ich konstatire mit Befriedigung, dass nur einer dieser Forscher die Grenze einer sachlichen Polemik überschritten hat: es ist dies BRÜHL, der freilich ein auch in deutschen wissenschaftlichen Schriften seltenes Maß von Grobheit gegen andere und mich zur Anwendung bringt; ich verzichte von vornherein gern darauf, in diesem Punkte mit dem Wiener Forscher zu konkurriren und gestehe ihm auf diesem Felde die Originalität, die er so streng für sich in Anspruch nimmt, ohne Weiteres zu; ich bin überzeugt, seine polemische Methode, mittelst deren er »GEGENBAUR und Konsorten« abthut, ist durchaus geeignet den Anfängern, für die laut Einleitung sein Atlas bestimmt ist, eine hohe Meinung von der wissenschaftlichen Bedeutung des Verfassers beizubringen. Schlimmer als dies ist das Verfahren des Autors bei der

Wiedergabe fremder Darstellungen und Ansichten: ich werde im Folgenden genug Gelegenheit haben, dasselbe durch eklatante Beispiele zu illustriren. Die Untersuchungen, welche diesen Nachträgen zu Grunde liegen, sind nicht auf einmal ad hoc gemacht worden, sondern ich bin seit meinen ersten Versuchen auf diesem Gebiete immer mit Vorliebe zu den mir vertrauten und lieb gewordenen Objekten zurückgekehrt und habe jede neue Methode immer zuerst an denselben geprüft: so hatte sich mit der Zeit ein recht ansehnliches Material angehäuft, bis mich in diesem Sommer das Erscheinen der Hoffmann'schen Arbeit veranlasste, die Lücken desselben auszufüllen und die Einzelheiten zu einem geschlossenen Ganzen zu verbinden. Die folgenden Zeilen werden keine weiteren Ausblicke bieten, wie die Aufsätze von Gegenbaur (No. 3), Thacher (No. 11) und Wiedersheim (No. 12), sondern sich nur auf die Feststellung des thatsächlichen Befundes am Carpal- und Tarsalskelett der Anuren und der Saurier und die nächste Deutung desselben, so weit beides nach den Arbeiten der Autoren noch nicht allgemein anerkannt ist, erstrecken. Jede umfassendere Prüfung der von Gegenbaur über den Zusammenhang der verschiedenen Formen des Extremitätenskeletts angeregten Ideen, muss jetzt, glaube ich, an die merkwürdigen entwicklungsgeschichtlichen Befunde von Götte und von meinem Kollegen Strasser anknüpfen, die gezeigt haben, dass bei der ersten Anlage des knorpligen Skeletts der Extremitäten der Urodelen Theile, die späterhin getrennt sind, in kontinuirlichem knorpligen Zusammenhange erscheinen. Ehe aber nicht vor Allem die Ontogenese des Knorpelskeletts der Selachierflosse näher untersucht ist, lässt sich die Tragweite des bei den Urodelen konstatirten schwer ermessen. Ich will den von meinem Freunde und Kollegen Strasser in Aussicht gestellten weitern entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten nicht vorgreifen und habe im Folgenden eigentliche ontogenetische Untersuchungen ganz ausgeschlossen, spätere Larvenstadien, bei denen die Zeit der ersten Knorpelbildung längst vorüber war, habe ich häufig der Bearbeitung unterzogen. Die Untersuchungsmethoden waren, wie es sich aus der Entstehungsgeschichte dieser Arbeit erklärt, im Einzelnen sehr wechselnde; alle Schnittserien sind auf einem Long'schen Mikrotom gemacht worden; zum Einschluss benutzte ich die bekannte Paraffin-Ricinusölmasse.

Zum Tarsus der Anuren.

Als ich vor drei Jahren meine Arbeit über die sechste Zehe der Anuren schrieb, unterschied ich noch nicht zwischen Rana platyrrhinus (Steenstrup) und Rana oxyrrhinus (Steenstrup): wie die meisten Autoren, fasste ich beide Arten unter der Bezeichnung Rana temporaria zusammen. Inzwischen ist das Leydig'sche Buch »über die anuren Batrachier der deutschen Fauna« (No. 8) erschienen und hat zu den älteren, mehr äußerlichen und auch schwierigeren Unterscheidungsmerkmalen zwischen beiden Arten so gewichtige innere und dabei leicht zu konstatirende neu hinzugefügt, dass auch eine getrennte Untersuchung des Tarsalskeletts beider braunen Frösche geboten schien. Die Resultate derselben habe ich schon der naturwissenschaftlichen Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur vorgelegt (No. 6), erlaube mir aber der Vollständigkeit halber die wenigen Daten hier kurz zu wiederholen. Die Umgegend Breslau's ist dadurch ausgezeichnet, dass daselbst die Rana arvalis (Nils., oxyrrhinus Steenstrup) ungleich häufiger gefunden wird, als Rana fusca (Roesel, platyrrhinus Steenstrup), nach 30—40 der ersten Art trifft man vielleicht erst auf ein Exemplar der zweiten. Diesem Verhältnisse entspricht vollkommen der Umstand, dass die Tarsusform, welche, wie ich jetzt weiß, allein der Rana arvalis zukommt, damals von mir als die bei Rana temporaria regelmäßige, dagegen die für Rana fusca charakteristische Form als Ausnahme beschrieben wurde [1]. Rana fusca besitzt demnach in der zweiten Reihe des Tarsus ein breites T_{2+3} und ein deutliches, hyalinknorpliges T_1, das ganz wie das von Rana esc. auf Taf. XIV Fig. 1 meiner ersten Arbeit abgebildete, aussieht. Gegen T_2 und T_a (Tarsale der sechsten Zehe) ist es durch deutliche Gelenkspalten abgesetzt: dieselben greifen aber nicht um die proximale Seite von T_1 herum,

[1] Leydig klagt, dass die fortschreitende Kultur die meisten Tümpel und damit die Bedingungen für das Dasein der einheimischen Amphibien zerstöre; um unsere Stadt herum hat dieselbe aber andererseits sehr zahlreiche »Löcher«, wie sie der Volksmund nennt, erst geschaffen, es kommen dabei namentlich die Eisenbahnbauten und die Ziegeleien in Betracht. In den zahlreichen, bei der Ziegelfabrikation ausgeschachteten Gruben zwischen Scheitnig und Zimpel längs der Oder hin findet man zahllose Vertreter aller acht Anurenarten, die die norddeutsche Fauna aufweist, sowie auch Triton taeniatus und cristatus. Triton alp. fehlt hier, ich fand ihn in den Vorbergen bei Freiburg und Görlitz zusammen mit den beiden andern Arten.

sondern mit dieser ist es an ein Lig. interosseum angewachsen, das an ihm vorbei von T_{2-3} zu T_a zieht und dessen proximale Seite wiederum einen Theil der gemeinsamen Gelenkfläche gegenüber dem *TF* bildet. Wie jene Figur angiebt, öffnet sich das Gelenk zwischen T_1 und T_a häufig in die große Pfanne für den Kopf des M_I, an deren Bildung sich T_1, T_a u. a_1 betheiligen. Die sechste Zehe besteht bei Rana fusca regelmäßig aus vier durch Gelenke von einander geschiedenen Stücken, einem Tarsale T_a, Metatarsale a_1 und zwei Phalangen a_2 und a_3. Die Grundphalange a_2 umfasst mit ihrer hakenförmigen Basis an der plantaren und tibialen Seite den Kopf des nach denselben Richtungen hin aus der Ebene des übrigen Tarsus heraustretenden Metatarsale. Die Endphalange ist bald nur ein unansehnliches Knorpelkäppchen, bald ein schlankeres, wohlausgebildetes Stück. Diese Beschreibung gründet sich auf 9 Tarsi von Ranae fuscae verschiedenen Alters und Geschlechts, die ich neuerdings in Schnittserien zerlegt habe. Von Rana arvalis liegen deren sechs vor. Hier fehlte regelmäßig das T_1, ich will damit jedoch nicht leugnen, dass nicht als Ausnahme vielleicht einmal Spuren eines solchen gefunden werden könnten. An Stelle der bei Rana fusca durch Gelenke getrennten drei Knorpelstücke a_1, a_2 und a_3 findet sich beim spitzschnäutzigen Frosche ein einheitlicher, großer und starker, meist verkalkter Hyalinknorpel vor, der entsprechend der Stelle, wo sonst a_1 und a_2 im Winkel an einander stoßen, winklig geknickt ist. Dieser verschiedenen Zusammensetzung des Skeletts der sechsten Zehe entspricht auch ein funktioneller Unterschied; Rana arvalis benutzt seinen durch einen einheitlichen, festen Skelettheil gestützten, »harten, schaufelförmigen« Fersenhöcker, eben so wie Pelobates das Messer, als ausgezeichnetes Grabe-Instrument, beunruhigt man ein in einem Glase gehaltenes Thier, so sucht es sich zunächst mittels scharrender Bewegungen der Hinterfüße einzugraben; eine Rana fusca in gleicher Situation denkt nie an Ähnliches, sondern sucht von Anfang an mittelst eines gewagten Sprunges ihr Heil in der Flucht; in der That erscheint der weiche unansehnliche Fersenhöcker, der ein durch Gelenke gegliedertes, nachgiebiges Skelett enthält, viel weniger zum Graben geeignet.

Bei Rana escul. habe ich (No. 4) das Vorhandensein eines T_1 nachgewiesen. In der Brühl'schen Zeichnung (No. 9 Taf. XXX Fig. 17) fehlt dasselbe; ich weiß nicht ob hier der Fall vorlag, dem ich unter 23 neuerdings untersuchten Tarsen nur einmal begegnet bin, dass nämlich T_1 und a verschmolzen waren — die Form, die

dem fraglichen Theile l. c. gegeben ist, lässt das beinahe vermuthen, — oder ob es von Brühl nur übersehen worden ist: Schnittpräparate sind nicht so »mühsam« und jedenfalls nicht so überflüssig, wie der Autor in der Erklärung zu der Reproduktion meiner Figur meint. Mein Präparat stammte von einem einjährigen Thiere; die Verschmelzung von T_1 mit T_a ließ sich einmal an der Form des Stückes, das sich seitlich unter M_I hin verbreiterte, erkennen, noch deutlicher aber daran, dass der tibiale Fortsatz von T_a, der dem T_1 entsprach, einen besonderen Verknorpelungskern darstellte, das will sagen: in der Mitte dieses Fortsatzes und im T_a selbst war das Knorpelgewebe älter, weiter entwickelt, die Zellhöhlen größer, die Grundsubstanzbrücken breiter, rein hyalin und stark tingirt, an der Grenze zwischen beiden, die auch äußerlich durch eine Einkerbung markirt war, erschienen die Zellhöhlen kleiner, die Grundsubstanz bildete nur schmale Scheidewände, war leicht körnig und sehr schwach tingirt. Ich habe diese histologischen Verhältnisse hier etwas genauer berührt, weil dieselben sich bei den in der Verschmelzung begriffenen Metatarsen und Phalangen der sechsten Zehe wiederholen. Mit Ausnahme dieses Falles war T_1 immer isolirt, selten war es unansehnlich, immer aber deutlich nachweisbar; meist erschien es gut entwickelt und von der in Fig. 1 (No. 4) gezeichneten Form, die ich im Text ungeschickt als dreieckig angegeben habe. Plantarwärts schieben sich übrigens vor demselben T_a und T_{2-3} bis zur Berührung zusammen. Während ich in meiner ersten Arbeit die Gliederung der sechsten Zehe in vier und in zwei Stücke als etwa gleich häufig bezeichnet habe, überwog unter meinen neuen 23 Exemplaren die zweite Form durchaus, sie fand sich 19 Mal. Eine fast vollkommene Trennung in 4 Stücke traf ich nur einmal an, auch in diesem Falle waren Metatarsale a_1 und Grundphalange a_2 am plantaren Rande wenn auch nur ganz geringfügig verwachsen. Brühl hat auch ein Tarsale und noch drei getrennte Stücke abgebildet, er fügt hinzu »von Born mit a_1, a_2, a_3 bezeichnet, von mir als Metatarsus und zwei Phalangen gedeutet.« das klingt für jeden Unbefangenen so, als stammte diese Deutung erst von Brühl, während ich meine ganze Arbeit im Interesse dieser Auffassung geschrieben habe. Ich gebe gern zu, dass bei der vollkommneren Schnittmethode, die ich jetzt übe, eine geringe Verschmelzung, die sich vielleicht nur durch einen oder zwei Schnitte zieht, mir weniger leicht entgeht, als früher und demgemäß die Häufigkeit der vollkommenen Trennung der sechsten Zehe in vier Stücke von mir damals etwas zu hoch geschätzt worden sein mag,

doch habe ich andererseits die Theilstücke damals, wie ich besonders hervorhob, durch Gelenke getrennt gefunden und bin außerdem an die starke Variabilität dieser Gebilde so gewöhnt, dass ich mich nicht darüber wundere, wenn in einer Untersuchung diese, in einer anderen jene Form überwiegt. Unvollkommene Trennungen fand ich sehr viel häufiger, die histologischen Erscheinungen, die sich in solchen Fällen bei jüngeren Thieren zeigen, habe ich oben geschildert. Stets findet man die Verschmelzung an der plantaren und und inneren (fibularen) Seite am vollkommensten; mitunter beschränkte sich die Andeutung der Trennung nur auf eine leichte Einkerbung am dorsalen Rande. Einmal fand ich den von den Autoren als typisch angesehenen Fall (Dugès, Ecker), dass a_2 und a_3 zu einem Stücke verschmolzen sind, das gelenkig mit a_1 verbunden ist; es war dies dasselbe Exemplar, bei dem T_1 mit T_a verwachsen war. Zweimal waren a_1 und a_2 continuirlich verschmolzen und a_3 war gelenkig getrennt.

Durch die Güte des Herrn Prof. Hasse konnte ich einen Tarsus von Cystignathus ocellatus (Tsch.) aus den Vorräthen des hiesigen Institutes untersuchen, derselbe schließt sich in Bezug auf Zahl, Form und Lagebeziehungen der Tarsalstücke eng an Rana fusca an, nur erschien die sechste Zehe dadurch ausgezeichnet, dass sie drei, durch schön ausgebildete Gelenke von einander und vom Metatarsale getrennte Phalangen besaß, ähnlich wie Rana pipiens in Brühl's Figur 5 und 21 auf Tafel XXX.

Für Hyla arborea kann ich nach sechs neu untersuchten Tarsen nur die Angabe bestätigen, die ich in No. 4 gemacht habe: der Tarsus des Laubfrosches gleicht in Bezug auf Zahl und Anordnung der Theilstücke vollständig der am reichsten ausgestatteten Form von Rana esculenta; einem Tarsus der Art, wie ihn Brühl No. 9 Taf. XXX Fig. 15 abbildet, bin ich niemals begegnet. Als Besonderheit von Hyla arborea ließe sich nur anmerken, dass T_1 relativ stärker entwickelt ist, als beim Wasserfrosch. In dem Tarsus eines sehr alten Exemplares fand ich Markhöhlenbildung mit Knochenablagerung an den Wänden von T_a a_1 und a_2. Dabei zeigte sich in dem Tarsus der einen Seite dieses Thieres die Besonderheit, dass das Metatarsale der sechsten Zehe a_1 von der Grundphalange a_2 (vergl. Fig. 1) auf dorsalen Schnitten durch eine vollständige Gelenkhöhle getrennt war, während auf mehr plantarwärts gelegenen die Markräume beider Stücke in der tibialen Hälfte des Schnittes zusammenflossen und die Knochenbelege an den Wänden ebenfalls ohne Abgrenzung in ein-

ander übergingen; in der fibularen Hälfte des Schnittes dagegen bestand noch ein Rest der Gelenkspalte (vergl. Fig. 2 Taf. I).

Schon in meiner ersten Arbeit hatte ich die Beobachtung gemacht, dass die sechste Zehe von Bufo variabilis häufig eine dritte Phalange aufzuweisen habe. Ich erklärte mich zwar selbst von der Richtigkeit meiner Beobachtung überzeugt, konnte aber doch die Möglichkeit eines Kunstproduktes nicht absolut sicher von der Hand weisen. Jetzt kann ich das Vorkommen einer dritten Phalange mittels meiner verbesserten Methode mit vollkommener Gewissheit nachweisen, ich fand dieselbe unter neun neu untersuchten Tarsen drei Mal. Ist eine solche vorhanden, so erscheint die zweite Phalange relativ kürzer, fehlt sie, so ist letztere etwas länger. Inzwischen hat Brühl dasselbe von Rana pipiens (Taf. XXX Fig. 5 und 21) abgebildet. Das Vorkommnis ist also kein vereinzeltes mehr, über die Bedeutung desselben habe ich mich schon früher No. 4 p. 442 und 443 genugsam ausgesprochen. Zwei Tarsen von erwachsenen Thieren besitze ich, in denen das Tarsale der sechsten Zehe a mit dem Metatarsale a_1 vollkommen knorplig verschmolzen war, während die beiden Phalangen unter einander und von $a+a_1$ gelenkig abgesetzt erscheinen. Auf den Befund von Knorpelzellen in den die Tarsalstücke verbindenden Ligamenten, den ich damals pag. 443 besonders zu betonen mich veranlasst fühlte, lege ich jetzt keinen Werth mehr, seitdem ich die Bildung von Faserknorpel als eine am Extremitätenskelett der Amphibien und Reptilien morphologisch eben so häufige, wie meist bedeutungslose Erscheinung kennen gelernt habe.

Das in No. 4 von mir angegebene Unterscheidungsmerkmal im Baue des Tarsus von B. calamita gegenüber B. variabilis, nämlich dass bei ersterem T_a mit T_1 verschmolzen, ist, wie ich jetzt betonen muss, nicht sicher. Einmal kommt die Verschmelzung, wie die Angaben von Brühl beweisen, auch bei B. vulgaris vor, andererseits fehlte sie bei einem neuerdings untersuchten Exemplare der Kreuzkröte. In der Zusammensetzuug des Tarsus unterscheiden sich also beide Arten nicht wesentlich[1].

Von Phryne vulgaris habe ich neun Tarsen neu geschnitten, darunter vier von einjährigen Thieren. Eben so, wie bei B. vulgaris, kann ich das faserknorplige T_2 meiner ersten Arbeit nicht mehr als

---

[1] In diesem Jahre habe ich auch Bufo calamita in der Nähe von Breslau gefunden, doch ist sie sehr selten und außerdem, da sie sehr scheu und im Wasser sehr flink ist, viel schwieriger zu erlangen als die Wechselkröte.

solches anerkennen, obgleich ich zugestehe, dass dieser Faserknorpel wirklichem Hyalinknorpel sehr nahe steht. Phryne besitzt demnach gewöhnlich ein T_{2+3}, ein T_1, T_a, a_1 und a_2. Bei Brühl sind T_1 und T_a mit einander verschmolzen (Taf. XXX Fig. 27); einer Andeutung eines solchen Verhaltens bin ich nur einmal begegnet (siehe unten). Hätte Brühl etwas genauer den Text meiner Arbeit berücksichtigt und nicht fast ausschließlich die Figuren angesehen, so wäre er nicht zu der Bemerkung in der Erklärung zu Fig. 16 seiner Tafel XXX gekommen: »Einen zweiten Phalanx, wie ihn Born . . . von Bufo variabilis zeichnet, fand ich bisher bei Bufo cinereus niemals;« für Bufo cinereus habe auch ich ausdrücklich des Vorkommens nur einer Phalange Erwähnung gethan. Hervorheben will ich noch, dass bei Phryne die Basis der Phalanx der sechsten Zehe in ganz besonders ausgeprägter Weise den Kopf des Metatarsale an der plantaren Seite hakenförmig umgreift, und zwar so weit, dass sie beinahe mit T_a in Berührung kommt. Vier Schnittserien durch Tarsi von einjährigen Phrynen waren mir desswegen bemerkenswerth, weil sich bei allen vier Spuren einer hyalinknorpligen Verschmelzung der drei Theilstücke der sechsten Zehe unter einander zeigten. Während sich aber in den meisten Fällen die Verschmelzung nur auf einen ganz schmalen Bezirk am plantaren Rande der Gelenkflächen beschränkte, war dieselbe bei einem Tarsus viel breiter und stärker ausgebildet. Figur 3 auf Taf. I giebt davon ein Bild, einige Schnitte weiter ventralwärts hingen auch T_1 und T_a knorplig zusammen: es ist dies der Fall, der dem Brühl'schen analog ist. Die ursprüngliche Gliederung der sechsten Zehe erscheint in Figur 3 nur durch peripherische Einschnitte angedeutet, die entweder indifferentes Gewebe oder auch Gelenkspalten enthielten. Ob in einem solchen Falle ein embryonaler Zusammenhang der Knorpelanlagen erhalten blieb, wie ihn Strasser bei den Urodelen als weit verbreitet nachgewiesen hat oder ob es sich nur um eine sekundäre Varietät handelt, muss weiteren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zur Entscheidung vorbehalten bleiben.

Durch meinen Freund, Herrn Professor Hieronymus aus Cordoba, in Argentinien erhielt ich neben anderen werthvollen Amphibien und Reptilien eine größere Anzahl von Phryniscus cruciger. Der Tarsus dieses kleinen Batrachiers, der sich durch ein ungewöhnlich vollkommen verknöchertes Skelett auszeichnet, gleicht in Bezug auf Zahl und Anordnung der Theilstücke ziemlich vollständig den reicher ausgestatteten Formen von Rana fusca und Bufo variabilis. Auf einem abgeplat-

tet rechteckigen T_{2+3} artikulirt M_{III} ganz und die fibulare Hälfte der Basis von M_{II}: neben demselben tritt M_{IV} bis zu der gemeinschaftlichen Epiphyse des *TF* proximalwärts in den Tarsus ein, von dieser nur durch das bekannte Band getrennt. Die tibiale Hälfte stößt noch an T_1, das im Übrigen zusammen mit T_a und a_1 eine tiefe ausgerundete Gelenkpfanne für den großen Kopf des M_I bildet. Die sechste Zehe besaß in zwei Fällen eine, in einem dritten zwei knorplige, durch Gelenke abgesetzte Phalangen. Im Innern von T_{2+3}, T_a und a_1 hatte so reichliche Markraumbildung mit Knochenablagerung stattgefunden, dass diese Stücke nur mehr einen ganz dünnen hyalinknorpligen Überzug besaßen. In den basalen Epiphysen der Metatarsalien, so wie in der gemeinschaftlichen Epiphyse des *TF*, die sonst selbst bei sehr alten Anuren hyalinknorplig (wenn auch verkalkt) gefunden werden, waren ebenfalls ausgebreitete Markräume entstanden und hatten sich mit denen der Diaphyse so breit in Verbindung gesetzt, dass die Epiphysengrenze nur selten noch zu erkennen war. Der Knorpelüberzug an den Gelenkenden dieser Stücke erschien nur wenige Zellen breit. Ich bemerke noch, dass es sich keineswegs um ausgesucht große Exemplare handelte. Meine Befunde weichen von denen Gegenbaur's in Einigem ab.

Brühl bemerkt zu seiner Figur 8 Tafel XXX, welche eine Dorsalansicht des Tarsus von Pelobates giebt: »Die von Born, . . ., an Schnittpräparaten [1], gesehene Zweitheilung des dig. t_{1-2} in dig. t_1 und dig. t_2 habe ich nach mehrfacher und genauer Präparation niemals gesehen.« Diese Angabe Brühl's braucht, wie ich mich jetzt überzeugt habe, nicht durchaus auf einem Irrthume zu beruhen; denn unter 24 Tarsi, die ich neu zerlegt habe, fehlte in der That das T_1 in 5 Fällen. Während mir zufällig bei meiner ersten Arbeit kein Tarsus, dem das T_1 fehlte, unter das Messer gekommen ist, können auch Brühl selbst bei einer »mehrfachen und genauen Präparation« nur solche Tarsi mit mangelndem T_1 aufgestoßen sein, ebenso wahrscheinlich Gegenbaur. Doch bildet, wie obige Zahlen beweisen, das Fehlen von T_1 die Ausnahme, das Vorhandensein desselben die Regel. Ob es sich beim Mangel des T_1 um eine Verschmelzung desselben mit T_2 handelt, oder um eine allmähliche Reduktion desselben, bei der T_2 nur entsprechend größer wird und an die Stelle desselben tritt, lässt sich schwer entscheiden, wahrscheinlich kommt Beides vor: denn einmal war bei einem Exemplare T_1 zwar deutlich zu sehen, auch von T_2 gelenkig abgesetzt, aber ungewöhnlich klein, so dass es nicht wie sonst (vergl. No. 4 Fig. 3) das T_2 beinahe an Größe

erreichte, sondern nur die Spitze des Keiles einnimmt, den beide Knorpel zusammen auf den Flächenschnitten repräsentiren; von diesem Stadium bis zum gänzlichen Schwunde des T_1 mit Eintreten von T_2 an seine Stelle schien nur ein kleiner Schritt; ein andermal erschien das fragliche größere Stück quer von einer Zone jungen Knorpels durchsetzt, eine Erscheinung, die wieder einer Entstehung aus 2 ursprünglich getrennten Stücken das Wort redete. Was die Form von T_1 betrifft, so will ich hinzufügen, dass dasselbe in den Fällen, in denen es am Besten ausgebildet schien, in der Mitte des dorsoplantaren Durchmessers, da wo es dem am meisten proximalwärts vorspringenden Umfange des Kopfes von M_I anlag, in allen Dimensionen am wenigsten ausgedehnt ist. Diese äußerst schmale, mitunter nur aus wenigen Knorpelzellen bestehende mittlere Zone verbindet das dorsale keilförmige Ende, das parallel der Längsrichtung der Extremität abgeplattet ist, mit dem plantaren, welches mehr gleichmäßig und stärker ausgedehnt erscheint. Tritt eine Reduktion des T_1 ein, so fehlt zuerst die plantare Hälfte. Zwischen der vollen Ausbildung desselben bis zum Unmerklichwerden finden sich alle Übergänge. Ich kann nicht umhin an dieser Stelle wiederum gegen die Art und Weise, in der Brühl fremde Angaben reproducirt, zu protestiren; Fig. 14 Taf. XXX No. 9 soll eine Kopie meiner Figur 3 auf Tafel XIV No. 4 sein. Er bemerkt hierzu: »Man beachte — den Mangel der Darstellung bezüglich des lig. $_{4-5}$ der Figur 9«. Ich habe l. c. alle Bandmassen grau gehalten und in dieser Weise das fragliche Band, das von T_3 aus sich unter M_{IV} hinzieht ganz deutlich wiedergegeben, — die Bandmasse unter M_V ist schon der Übergang der Gelenkkapsel in dieses Band; — Brühl hat in seiner »Kopie« alles Graue meiner Figur einfach weggelassen und findet dann sehr folgerichtig einen Mangel in meiner Darstellung. Die knorpligen Epiphysen des F u. T sind, wie ich Brühl gegenüber betonen muss, bei Pelobates schon in späteren Larvenstadien im Innern regelmäßig mit einander verschmolzen, mögen sie auch auf der Oberfläche durch eine Furche von einander abgesetzt sein. Unter meinen 24 Tarsi sind dreizehn von älteren Larven, in denen die Theile der sechsten Zehe noch vollkommen hyalinknorplig waren. In drei von diesen ergab sich, als eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, dass der lange, messerförmige Knorpel, der die Phalange der sechsten Zehe von Pelobates repräsentirt, nicht einheitlich war, sondern aus zwei, durch eine dünne Schicht indifferenter Bindesubstanz von einander getrennten Stücken bestand. Das Basale, welches

mit dem Metatarsale a_1 gelenkte, war bei weitem kürzer und zeigte am proximalen Ende eine Pfanne, am distalen einen platten Gelenkkopf, das zweite distale Stück erschien bei Weitem länger und bildete hauptsächlich das plantarwärts vorspringende Messer. Bei andern drei Exemplaren war die Trennung beider Stücke nicht mehr ganz vollständig, die Verschmelzung tritt zuerst an der plantaren Fläche auf. Bei den übrigen Larventarsen war keine Spur mehr davon wahrzunehmen. Die sechste Zehe von Pelobates besitzt also ursprünglich zwei Phalangen, die in einer Reihe von Fällen schon im knorpligen Zustande mit einander verschmelzen, in anderen vielleicht erst bei der Verknöcherung. Das kleine Knorpelchen neben dem distalen Ende des Messers, das ich in meiner ersten Arbeit p. 446 oben erwähnt habe, sehe ich jetzt noch an demselben Schnitte, doch neige ich noch mehr dazu dasselbe als Kunstprodukt aufzufassen; die scharfe Knorpelschneide des Messers kann beim Pressen leicht umgebogen und so zweimal vom Schnitte getroffen werden. Leydig, der die Substanz des Messers als Kalkknorpel bezeichnet, hat vielleicht ein jüngeres Exemplar vor sich gehabt, bei Erwachsenen ist es mit Ausnahme des Gelenkendes und der Schneide vollständig knöchern.

Meiner ersten Beschreibung des Tarsus von Bombinator igneus habe ich wenig hinzuzufügen. Da aber inzwischen Brühl l. c. Tafel XXX Fig. 25 eine Abbildung nach einem, wie er versichert, sehr genauen Präparate[1] gegeben hat, die mit meiner Beschreibung nicht stimmt, lege ich zur Erläuterung meiner Angaben Fig. 4 vor.

Ich vermisse bei Brühl das wirkliche T_1, es ist dies ein kleines keilförmiges Knorpelchen, die Schneide des Keils ist vom Dorsum her zwischen T_a und M_I eingeschoben; doch stehen diese beiden Stücke mit der größeren, plantaren Hälfte ihrer Enden in direkter Berührung. a_1 und a_2 sind zu Fig. 4 aus einem mehr plantarwärts gelegenen Schnitte ergänzt worden. Brühl kennt, wie Leydig, nur ein Element der accessorischen sechsten Zehe bei unserem Batrachier. Die distalen Enden des T und F sind immer knorplig mit einander verbunden.

Durch meinen Kollegen Strasser erhielt ich eine Anzahl dem Ende der Metamorphose naher Larven von Alytes obstetricans aus der Umgebung von Bern. Leydig ist im Unrecht, wenn er im Fersen-

[1] Brühl sagt: »Ich kenne keine bezügliche Abbildung;« das ist wieder nicht richtig, Gegenbaur No. 2 giebt in Fig. 11 Taf. IV eine solche, die wenigstens in Bezug auf die Zahl der Theilstücke des Tarsus mit der Brühl'schen vollkommen übereinstimmt.

höcker dieses Batrachiers nur das »rundliche Grundstück, welches dem Tarsalrand des Fußes angehört.« als vorhanden vermuthet; es sitzt diesem noch ein langer, hakenförmiger, mit der convexen Seite plantar- und tibialwärts vorspringender Knorpel auf, der mit seiner konkaven Seite breit mit M_I artikulirt und mit einem seitlichen Fortsatze seiner Basis beinahe das T erreicht (also ähnlich, wie das Stück a_1 bei Pelobates). Dieser Knorpel entspricht hier dem Metatarsale + der Phalange der sechsten Zehe. Im Übrigen ist der Tarsus der Geburtshelferkröte dem des auch sonst nahe verwandten Bombinator sehr ähnlich. Es ist ein T_3 vorhanden, der größte Knorpel der distalen Tarsusreihe, der allein M_{III} trägt. An diesen schließt sich ein T_2, das vorzüglich mit M_{II} artikulirt, aber auch eine schmale Seite der ungemein breiten, mit zwei durch eine Furche getrennten Condylen versehenen Basis von M_I zuwendet. Letztere ruht größtentheils auf dem Tarsale a der sechsten Zehe und dem hakenförmigen $a_1 + a_2$ auf, doch ist nicht zu übersehen, dass auch hier auf den am meisten dorsalwärts gelegenen Schnitten sich ein kleiner, platter Knorpel zwischen M_I und T_a einschiebt, also auch hier fehlt nicht ein wirkliches T_1. In zwei Fällen unter neun untersuchten war dieser Theil viel stärker ausgebildet und, was das merkwürdigste ist, in zwei Stücke zerfällt. Es schoben sich nämlich auf den plantaren Schnitten zwischen T_2 und M_I und auf den dorsalen zwischen T_a und M_I je ein keilförmiges Knorpelchen ein. Diese beiden Knorpelchen spitzten sich zwar gegen einander zu, waren aber in der Mitte unter M_I auf eine kurze Strecke nur durch fibröses Gewebe verbunden. Es handelt sich hier gewiss um denselben Vorgang, den wir schon bei Pelobates angedeutet fanden: das offenbar bei allen Bombinatores in der Reduktion begriffene T_1 schwindet zuerst in der Mitte, da wo es am stärksten unter dem Drucke des Kopfes von M_I steht, das führt bei Pelobates zu einer starken Verdünnung des Stückes in der Mitte, bei Alytes zu einer Zerfällung in zwei, sehr möglich, dass auch bei Pelobateslarven einmal dasselbe gefunden wird.

Fasse ich die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so bilden die Bombinatores allen übrigen bearbeiteten Anuren gegenüber eine besondere Gruppe, letztere besitzen regelmäßig ein T_{2+3} und meist (mit Ausnahme von Rana arvalis) ein besonderes, wohlausgebildetes T_1; jene zeigen stets T_3 und T_2 getrennt und lassen alle ein mehr oder weniger in der Reduktion begriffenes T_1 beobachten. Gerade die letzt erwähnte Erscheinung gilt mir als die interessanteste

namentlich Leydig gegenüber, der in der Einleitung zu No. 8 für die Specieskonstanz lebhaft in die Schranken tritt. Zwar finde auch ich keine Übergänge zwischen den gleichzeitig existirenden Arten, ich glaube auch nicht, dass solche zu erwarten sind, wohl aber muss ich einmal die Ähnlichkeit im Tarsusbau auch sonst nahe verwandter Arten, wie z. B. der der Gruppe der Bombinatores angehörigen, betonen, zweitens finden sich in der einzelnen Art eine Reihe von Variationen, die zusammen eine Kette bilden, deren Endglieder nicht unerhebliche anatomische Verschiedenheiten zeigen. Offenbar ist bei allen Bombinatores ein Bestreben merklich, den Tarsusbau durch Ausfall von T_1 zu vereinfachen, in diesem einen Punkt ist die Art nicht mehr konstant, sondern flüssig und strebt nach einer neuen Formbildung hin: ich halte es für sehr wichtig, derartige, bisher noch sehr vereinzelte Befunde besonders hervorzuheben; vereinzelt sind sie aber vielleicht nur desswegen, weil aus leicht begreiflichen Gründen die meisten anatomischen Untersucher sich nur an ein oder zwei Exemplare zu halten pflegen.

Leydig (No. 7) und Hoffmann (No. 14) erklären sich gegen die Auffassung des Skelettes des Fersenhöckers als Reste einer sechsten Zehe, da aber diese beiden Autoren meinen ersten Aufsatz noch nicht kannten — Leydig erwähnt denselben nur kurz am Schlusse seiner Arbeit, — und Gegenbaur in der neuen Auflage seines Lehrbuches meine Anschauungsweise adoptirt hat, darf ich wohl auf eine Rekapitulation meiner Gründe verzichten. Übrigens bin ich jetzt geneigt in der starken Variabilität der Gebilde der sechsten Zehe, — wechselt doch die Stückzahl von Rana esculenta zwischen zwei und vier, bei Bufo variabilis zwischen drei und fünf — nicht bloß mehr eine Eigenthümlichkeit zu sehen, die derselbem als rudimentärem Organ anhaftet, sondern ich sehe in der häufigen Verschmelzung ein Bestreben ein immer festeres Skelettstück als Unterlage für den Fersenhöcker, der vielfach als Grabe-Instrument benutzt wird, zu gewinnen.

Zum Carpus der Anuren.

Dass am Carpus der Anuren, wie ich zuerst behauptet habe, überall sich ein Carpale und Metacarpale des rudimentären Daumens finde (No. 4 pag. 449), wird von Brühl ebenfalls angegeben; er nennt als Ausnahme nur Pipa. Nach demselben Autor besitzt der Daumen von Phryne und Bombinator außerdem noch eine knorplige Phalange, ich kann das Vorkommen derselben für die Unke bestä-

tigen, doch ist dieselbe nicht ganz regelmäßig: einmal fehlte sie ganz, ein andermal waren sogar zwei Phalangen vorhanden. Bei Bombinator finden sich auch recht häufig Varietäten, die auf eine Neigung zum Übergang in die für Rana, Bufo u. s. f. charakteristische Carpusform schließen lassen, bei welchen letzteren Carpale $_3$, $_4$ und $_5$ zu einem großen Stücke verschmolzen sind. Bei einem noch jungen Thiere, bei dem der ganze Carpus noch hyalinknorplig war, erschienen C_3 und C_4 zu einem Stücke verschmolzen, zwei Mal dagegen unter im Ganzen fünf Carpen war C_2 mit C_3 hyalinknorplig vereinigt. Wichtiger erscheint ein Fund, den ich ganz zuletzt, wo ich diese Arbeit aus äußeren Gründen vorläufig abzuschließen gezwungen war, am Carpus von Alytes obstetricans gemacht habe. Ich kann denselben hier desswegen nur kurz erörtern und mit einer Abbildung belegen. Bei zwei vierbeinigen Alyteslarven fand sich inmitten des Carpus ein freies, wohl abgegrenztes Knorpelchen von halbmondförmiger Gestalt, das in Figur 5 mit *c* bezeichnet ist. Bei zwei anderen Carpen war dasselbe mit C_5 verwachsen und bildete an demselben einen deutlich abgesetzten, zungenförmigen Fortsatz. Es ist kaum möglich, diesen Knorpel für etwas anderes als ein Centrale anzusprechen. Dabei fragt sich aber, wie nun der von Gegenbaur für ein Centrale erklärte Knorpel, der in Figur 5 den Buchstaben *r* trägt, zu deuten ist. Zuerst könnte man an ein doppeltes Centrale denken, wie es in neuerer Zeit bei manchen Urodelen gefunden worden ist. Doch liegen für eine andere Deutung gewichtige Gründe vor. Gegenbaur ist der Meinung, dass das Intermedium am Anurencarpus entweder verschwunden oder mit dem *u* verschmolzen sei. Für die erstere Annahme scheint ihm die Verschmelzung der Vorderarmknochen zu sprechen, doch möchte ich dem gegenüber hervorheben, dass ein Schwund des *i* gerade bei der entgegengesetzten Thatsache konstatirt ist, bei dem Auseinanderrücken der Vorderarmknochen der Saurier; ein Zusammenrücken derselben, scheint mir, muss dem fraglichen Knorpel, der sich so wie so an die Ulna anlehnt, eher noch eine festere Unterlage geben und damit seine funktionelle Bedeutung erhöhen. Weiterhin findet sich bei den Urodelen ein ganz konstantes Gefäßloch zwischen *u* und *c*, das auch zwischen denselben Knochen von Lacerta nicht fehlt. Ein eben solches finde ich auch zwischen den beiden Stücken, welche bei den Anuren regelmäßig an die verschmolzenen Epiphysen der Vorderarmknochen stoßen (siehe Fig. 5 bei *x*). Dasselbe ist auch schon von Brühl bei Bufo agua beschrieben und richtig gewürdigt worden (Taf. XXV Fig. 8 *fs*). Endlich

hat schon Gegenbaur erwähnt, dass sein *c* bei Bufo breit bis an die Vorderarmknochen heranreicht, dasselbe zeichnet Brühl von Rana pipiens (l. c. Fig. 1 und 2) und ich weiß aus eigener Erfahrung, dass auf volaren Schnitten durch den Carpus von Alytes. Pelobates u. s. f. ein Fortsatz dieses Stückes bis sehr nahe an den *R* heranreicht. Es scheint mir nun viel wahrscheinlicher, dass beim Zusammenrücken der Vorderarmknochen bis zur Verschmelzung ein am Rande des Carpus gelegenes Stück, wie das Radiale, bei einem Theil der Anuren seine Unterlage verliert, als dass ein in der Mitte des Carpus gelegenes, wie das *i* ganz schwindet. Ich stehe also nicht an das Gegenbaur'sche *c* für das wahre *r* zu erklären und es scheinen mir nach dem Gesagten die von Gegenbaur gegen einen solchen Deutungsversuch erhobenen Bedenken an Gewicht verloren zu haben. Durch den Befund an den beiden Carpen von Alytes aufmerksam geworden, finde ich dasselbe unabhängige Centrale auch an einem Carpus einer Pelobateslarve wieder. Erwähnen will ich noch, dass bei beiden Carpen, die das freie *c* besaßen, wie Fig. 5 es angiebt, C_5 in der radialen Hälfte der Berührungsfläche mit dem *u* verschmolzen war. Wie häufig das Vorkommen eines freien *c* bei Alytes- und Pelobateslarven ist, ob dasselbe im Alter regelmäßig mit C_5 verschmilzt, darüber können erst spätere Untersuchungen belehren.

Zum Tarsus der cionocranen Saurier.

Der Bau des Tarsus ist bei allen Sauriern im Wesentlichen derselbe: das war der Hauptsatz, in den ich gegenüber Gegenbaur die Resultate meiner Untersuchung in No. 5 pag. 25 zusammenfasste. Hoffmann will dem Chamäleon eine Sonderstellung anweisen: ich komme auf dieses Thier noch genauer zurück und halte mich hier nur an die Saurier, die als Cionocrania bezeichnet werden. Meine Deutungen der Tarsaltheile dieser haben im Einzelnen von Brühl und Hoffmann mannigfachen Widerspruch erfahren, aber wie ich mit Befriedigung konstatire, die Deutungen ungleich mehr, als die Beobachtungen. Ich will im Folgenden die streitigen Punkte an der Hand erneuerter und erweiterter Untersuchungen noch einmal beleuchten. Alle Saurier besitzen, wie Gegenbaur zuerst gezeigt hat, in der ersten Reihe ein einheitliches Tarsale, das mittelst zweier winklig gegen einander gestellter Flächen mit den Unterschenkelknochen und mittelst einer komplicirt gebauten, ausgedehnten Gelenkfläche mit den

Tarsalien der zweiten Reihe und den tibialen Metatarsalien artikulirt. Dieser Knochen entsteht aus zwei Verknöcherungspunkten in einem einheitlichen Knorpel, einem größeren tibialen und kleinerem fibularen, wie dies Gegenbaur gezeigt hat; wie ich hinzugefügt habe, entsteht der einheitliche Knorpel durch Verschmelzung zweier entsprechender, getrennt angelegter Verknorpelungskerne. Brühl behauptet, dass bei Uromastix (Tafel XXXII Fig. 1, 17, 19 und 22) und bei Trachysaurus (id. Fig. 6) zwei getrennte Knochen in erster Reihe vorkämen. Zum Überdruss habe ich von Uromastix, dessen Tarsus ich schon bei meiner ersten Arbeit am genauesten berücksichtigt habe, noch ein junges Exemplar untersucht und muss bei der Behauptung der vollständigen Einheitlichkeit des Tarsalstückes der ersten Reihe bleiben. Auch die Abbildung von Trachysaurus erscheint mir nicht sehr sicher, da in derselben die Basenbänder von M_I und M_{II} vollständig fehlen. Calori giebt bei Uromastix auch zwei getrennte Knochen an, eben so bei Monitor terrestris; ich kann nur annehmen, dass der beide Verknöcherungskerne verbindende Knorpel, der freilich bei einem mit Maceration verbundenen Präparationsverfahren leicht weich werden und schwinden kann, für indifferente Bindesubstanz gehalten worden ist. Sobald man aber auf den Knorpelüberzug der Gelenkenden achtet oder noch besser einen Flächenschnitt durch das Stück legt, ergiebt sich die kontinuirliche Verbindung ohne Weiteres. Dieselbe fand ich auch bei einem großen Varanus arenarius D. B., den ich neuerdings untersucht habe. Gegenbaur und Hoffmann erklären das Stück für ein Astragalo-calcaneo-scaphoideum, während ich in demselben nur ein Astragalo-fibulare erkennen konnte. Die genannten Autoren stützen sich dabei auf den Vergleich mit den Schildkröten, bei denen sich das Eingehen des *c* in den großen Knochen der ersten Reihe noch genauer verfolgen lässt. Gegenbaur sagt über diesen Punkt (No. 2 pag. 73) Folgendes: »Dass wirklich das Centrale hier mit dem Intermedium und Tibiale vereinigt ist, ergiebt sich sowohl aus dem Fehlen dieses Stückes, als auch aus der eigenthümlichen Form des großen Knochens der ersten Reihe, der genau an der Stelle, welche noch bei Schildkröten ein Centrale einnimmt, schon zum Theil seiner Selbständigkeit beraubt, einen ansehnlichen Vorsprung bildet, dem bei den Schildkröten durchs Centrale gebildeten Gelenkkopfe ähnlich.« Wenn man Figur 4 und 5 auf Tafel I meiner Arbeit No. 5 oder Fig. 6 dieses Aufsatzes näher betrachtet, sieht man, dass die distale Fläche des Tarsalstückes der ersten Reihe zwei Vorsprünge, die durch eine

mehr oder weniger deutliche Vertiefung von einander getrennt sind, aufweist, welche beide hier in Frage kommen können. Der eine ist der tibialwärts gelegene, knorplige Gelenkkopf, auf dem, durch den Meniskus getrennt, M_I schleift und an dessen fibularen Abhange die Basenbänder inseriren; ihn hat GEGENBAUR offenbar vorzüglich im Auge gehabt; in demselben steht das *c* seiner Figur 4. Derselbe hat für ein *c* das missliche, dass seine größte Erhebung ganz am Rande des Tarsus gelegen ist. Der andere ist die schräge Rolle, wie ich es nannte, in die eine entsprechende Vertiefung des Cuboids eingreift; dieser Vorsprung ist, so viel ich sehe, in dem Schnitt, der Fig. 5 auf Taf. V von GEGENBAUR zu Grunde liegt, getroffen; beide Vorsprünge fallen selten mit ihrer höchsten Erhebung in ein und denselben Schnitt, annähernd ist dies in meiner Figur 6 Tafel I der Fall. Der Bezug auf die Chelonier hilft auch nicht weiter; denn der centrale Vorsprung derselben lässt sich eben nicht mit Sicherheit in einem der beiden Vorsprünge des Saurierknochens wiedererkennen (vergl. dazu No. 13 Fig. 25, 26, 26*a* und 27 so wie die GEGENBAUR'schen Figuren). Dass man bei der Identificirung des Centrale zwischen zwei Vorsprüngen schwanken kann, beweist aber schon, dass das Vorhandensein eines solchen noch nicht ohne Weiteres in dem Sinne, wie GEGENBAUR und HOFFMANN wollen, verwerthbar ist. Es bliebe nun noch das Gewicht des ersten GEGENBAUR'schen Argumentes, das Fehlen von einem als *c* zu deutenden Stücke zu prüfen. Dazu muss man aber über die Bedeutung der übrigen Tarsaltheile im Reinen sein. In meiner ersten Arbeit hatte ich darüber Folgendes aufgestellt, dem, wenigstens was das Thatsächliche anlangt, BRÜHL und HOFFMANN beistimmen: 1) Bei allen Sauriern springen Metatarsale $_I$ und $_{II}$ eben so weit in den Tarsus ein, wie T_3. M_{II} liegt mit seiner Basis neben demselben. GEGENBAUR hatte dies für die Leguane geleugnet. 2) Bei allen Sauriern ziehen in gleicher Weise von den Basen des M_I und M_{II} und von der Spitze des T_3 Bänder zum Kopfe des Astragalus; bei Lacerta und Lygosoma sollten dieselben (nach GEGENBAUR) fehlen. 3) Ist immer ein kreisförmiger Meniskus vorhanden, der auf dem Kopfe des Astragalus um den Ansatz obiger Bänder herumgelegt ist. Ich habe jetzt noch untersucht mittelst Präparation Varanus arenarius D. B., Grammatophora barbata Kaup und Uromastix spinipes; auf Schnittserien eine ganze Anzahl Tarsi von Lacerta agilis und vivipara, Lygosoma smaragdinum D. B. und Novarae, Steind., Hinulia taenio-

lata Gray, Scincus officinalis, Gongylus ocellatus. Eumeces samoensis H. et Jaqu., Mocoa Guichenoti D. und B.; Phrynosoma orbiculare, Draco volans L., Leiosaurus Bellii, Platydactylus lugubris, Hemidactylus oualensis D. B. Ptyodactylus guttatus. Ich habe an dem oben Angeführten nach diesen weiteren Untersuchungen nichts zu ändern. Ferner hatte ich nachgewiesen, dass die lange basale Epiphyse des M_{II} einen besonderen Verknorpelungskern besitzt, dass also Tarsale$_2$ in derselben enthalten. Gegenbaur hatte dasselbe schon aus der eigenthümlichen Form, Lagerung und Verknöcherungsweise dieser Epiphyse geschlossen, freilich besitzen aber, wie schon von Gegenbaur selbst hervorgehoben, auch die übrigen Metatarsalien in den basalen Epiphysen besondere Knochenkerne und diese können mitunter, wie Brühl hervorhebt und Fig. 6 auf Taf. I beweist, dem von M_{II} an Größe beinahe gleichkommen. Für T_1 konnte ich eine gesonderte knorplige Anlage nicht mit Sicherheit nachweisen, doch beweist dies bei der Mangelhaftigkeit des mir damals zur Verfügung stehenden Materiales nicht sehr viel. Jedenfalls, wenn für T_2 ein Anschluss an die Basis von M_{II} anzunehmen ist, erscheint die Verbindung von T_1 mit M_I, dessen basale Epiphyse ganz gleiche Verhältnisse wie die von M_{II} zeigt, ebenfalls sehr wahrscheinlich. Nun komme ich zu dem Meniskus und zu dem in demselben häufig enthaltenen Knorpel. Brühl, der ihn als »Bandschleife« ebenfalls beschreibt, stößt sich an der von mir gewählten Bezeichnung und spricht in seiner liebenswürdigen Weise von »Born's vorgeblichem Meniskus«. Von dem Treffenden meiner Bezeichnung kann man sich leicht überzeugen, wenn man den Tarsus einer großen Eidechse, sei es Uromastix oder Varanus oder Grammatophora, vom Dorsum her öffnet: Der convexe, annähernd kuglige Gelenktheil des M_I und der ebenfalls aber in entgegengesetzter Richtung convexe, kuglige distale Gelenktheil des Astragalus stehen einander noch mehr incongruent gegenüber, als etwa ein Condylus femoris und tibiae beim Menschen; am Rande sind sie durch Bänder, ähnlich wie jene durch die Ligamenta cruciata verbunden, sie berühren sich nur mit ihren am weitesten vorspringenden Convexitäten, im Übrigen schiebt sich zwischen sie ein mehr oder weniger vollständig zum Kreise geschlossenes Band ein, das auf dem (Radiär-) Querschnitte keilförmig ist, alles ganz ähnlich einem Meniskus des Kniegelenks. Es funktionirt auch als solches, denn es dient dazu die Inkongruenzen der beiden Gelenkflächen auszugleichen und theilt den Binnenraum des Gelenks unvollständig in zwei über ein-

ander liegende Kammern. Dieses meniskusartige Band enthält nun bei allen Askaloboten einen Hyalinknorpel, der von den meisten Autoren, eben so wie von Brühl und Hoffmann als T_1 gedeutet wird. Hoffmann will das T_1 schon bei jungen Thieren fast vollkommen verknöchert gefunden haben (No. 13 Fig. 47), bei den von mir untersuchten, ziemlich zahlreichen Geckotiden war dasselbe niemals verknöchert, sondern stets hyalinknorplig, dagegen oft verkalkt.

Dieses Stück findet sich aber nicht nur bei Askaloboten, sondern, wie ich jetzt sehe, auch bei einer ganzen Reihe anderer Saurier, namentlich Crassilinguier und zwar in sehr ansehnlicher, die Askaloboten übertreffender Ausbildung; so bei Phrynosoma (s. Fig. 6 Taf. I *m*) und bei Draco volans. Bei letzterem traf ich die plantare Hälfte des dicken Randes des Stückes sogar verknöchert. Dieser Fund ist aber nichts Neues, sondern, wie ich jetzt gelernt habe, ist diese Thatsache schon Calori bekannt, er zeichnet sein l'osso supronumerario mit Nummer 31 versehen am Tarsus von Monitor terrestris, Lacerta viridis, Stellio vulgaris, Agama culeata u. s. f.

Man hat nun zwischen Folgendem zu wählen: Entweder ist dieses so häufig im Meniskus gefundene hyalinknorplige Stück ein accessorisches Gebilde; dann muss man diese Auffassung unbedingt auch auf die Askaloboten ausdehnen und auch diese besitzen kein gesondertes T_1. Dieser Auffassung steht die Häufigkeit des Vorkommens so wie die nahen Beziehungen zu den übrigen Tarsaltheilen entgegen, es trägt M_I zum größten Theile. Oder man sieht in ihm ein wesentliches Tarsalstück, dann muss dieselbe Auffassung eben so gut für die Askaloboten, wo es hyalinknorplig und dick, wie für Lygosoma z. B., wo es dünn und fibrös ist, gelten. Dabei kann man es erstens als T_1 deuten. Will man dies, so ist man gezwungen für die einander so ähnlichen basalen Epiphysen von M_I und M_{II} verschiedene Entstehungsweisen anzunehmen, die eine enthielte ein Tarsale, die andere nicht. Bei beiden bisher besprochenen Annahmen kann man das *c* in den großen Knochen der ersten Reihe suchen, dass aber beide Erklärungsversuche recht misslich sind, glaube ich nun genügend gezeigt zu haben. Zweitens kann man in dem Meniskus, wie ich es that, ein an den Rand gerücktes Centrale suchen, dann ist natürlich der Knochen der ersten Reihe nur ein Astragalofibulare. Ich gebe gern zu, dass auch diese Deutung ihre erheblichen Schwierigkeiten hat. Meiner Meinung nach ist die Frage mit dem verhandenen Materiale nicht mit Sicherheit zu unterscheiden, es gehört dazu, glaube ich, eine systematisch-vergleichende Unter-

suchung der Ontogenese des Tarsus von Lacerta und etwa eines Gecko.

Eine ganz neue Idee über den Verbleib des *c* regt die Fig. 11 auf Tafel XXXII des Brühl'schen Atlasses an, der den Tarsus von Phrynosoma nach einer Calori'schen Abbildung darstellt (No. 1 Note VIII Tafel II Fig. 8). Man sieht bei Brühl in der angeführten Figur ein kleines Knorpelchen zwischen T_3, M_{II} und dem großen Knochen der ersten Reihe, also sehr central eingelagert, bei Calori ist übrigens die Lage desselben lange nicht so deutlich, als wie in der Kopie. Meine Figur 6 zeigt etwas ganz ähnliches, doch muss ich hinzufügen, dass an anderen Schnitten der obere verknöcherte Theil des T_3 mit dem unteren, auf dem Bilde abgesetzten, kontinuirlich verschmolzen war, dass also die Trennung keine durchgehende ist.

Hoffmann fasst, im Rückblick auf die Chelonier, das von Gegenbaur und anderen als M_V beschriebene hakenförmige Stück als T_5 auf. Sollte dies richtig sein, so besäßen die Saurier ein M_V, das ohne Eigenmuskeln frei aus der Hand herausspränge, wofür, so viel ich weiß, keine einzige Analogie vorliegt. Außerdem stimmt der Knochen in allen seinen Eigenschaften mit den übrigen Metatarsalien überein, er verknöchert primär durch einen periostalen Mantel, hat eine basale Epiphyse u. s. f. Ich kann daher der Hoffmann'schen Deutung nicht beistimmen, die Ähnlichkeit mit den Cheloniern scheint mir für dieselbe nicht genügend. Wie weit bei diesen die Auffassung dieses Autors berechtigt ist, darüber wage ich ohne eigene Untersuchungen nicht zu urtheilen. In dem *Cu* kann Hoffmann nur ein T_4 erkennen, weil sich in ihm immer nur ein Knochenkern nachweisen lässt. Ich muss der bei diesem Autor immer wiederkehrenden Überschätzung der morphologischen Bedeutung der Verknöcherungs- und Verkalkungskerne — denn um diese scheint es sich häufig nur zu handeln — auf das Entschiedenste widersprechen. Hoffmann scheint der Ansicht zu sein, dass überall wo zwei Stücke einmal zu einem verschmolzen sind, späterhin immer zwei getrennte Verknöcherungskerne auftreten müssten und dass wo zwei Knochenkerne in einem einheitlichen Knorpelstück gefunden werden, auch zwei ursprünglich getrennte Anlagen in demselben enthalten sein müssten. Wäre das erste richtig, so müssten in dem großen Tarsalstücke der ersten Reihe bei den Sauriern nicht zwei, sondern zum mindesten drei oder gar vier Knochenkerne auftreten, und in der Epiphyse von M_{II} nicht einer sondern zwei, u. s. f. Es kommt bei der Frage ob in knorplig verschmolzenen Stücken die Verknö-

cherung die ursprüngliche Theilung gewissermaßen repetirt. vor Allem auf die Zeit an. die seit der Verschmelzung verflossen und auf die Veränderungen, die der Theil inzwischen erlitten: denn man kann an einem und demselben. offenbar durch die ganze Reihe der höheren Wirbelthiere homologen Stücke, wie z. B. dem Humerus oder Femur auf das leichteste nachweisen. wie die Zahl der Knochenkerne auf das engste an die Ausbildung der Form und an die Massenzunahme geknüpft ist. Tibiale und Fibulare. die bei den Urodelen polygonale Platten sind und demgemäß von einem inneren Kerne aus verknöchern. sind bei den Anuren zu langen Röhrenknochen umgewandelt und verknöchern mit primärem periostalen Mantel und mit Epiphysenkernen. Noch weniger ist es möglich rückwärts aus der Einheit oder der Mehrzahl der Knochenkerne ohne Weiteres auf die Zahl der Theilstücke zu schließen. sonst müssten am Ende die Trochanteren am menschlichen Femur auch ursprünglich dem Knochen fremde Gebilde sein. Ich bin zu diesem längeren Excurse dadurch veranlasst. dass die Knochenkerne bei der Deutung. welche Hoffmann dem Chamaeleoncarpus und -tarsus giebt und die der meinigen schroff entgegen tritt. eine entscheidende Rolle spielen.

Zum Carpus der cionocranen Saurier.

Hoffmann hat das Intermedium. das ich bei Lacerta. Tejus Tejuexin. Ameiva vulgaris und bei einem Embryo von Monitor aufgefunden habe. bei einem Embryo von Lacerta monitor bestätigt. Den Knochen, welchen er bei Goniocephalus dilophus No. 13 Fig. 40 als i bezeichnet, kann ich nur als c anerkennen, und sein c als C_1: wohin der punktirte Strich von seinem C_1 führt, kann ich in der gerade an dieser Stelle — zwischen der Basis von M_I und r — sehr undeutlichen Zeichnung nicht erkennen. Bei Lacerta geht von der radialen Ecke des C_1 ein dreieckiges. faserknorpliges Band aus, das sich zwischen M_I und r zugespitzt bis zur seitlichen Kapsel erstreckt. ich glaube kaum fehl zu gehen. wenn ich in demselben das c_1 von Hoffmann vermuthe (in meiner Figur 1 No. 5 ist der Ansatz desselben. wie ich jetzt sehe. zum c_1 geschlagen . Man braucht sich nur die Konturen der Hoffmann'schen Figur 40 nachzuzeichnen, um die vollständige Übereinstimmung der Theile des Carpus von Goniocephalus mit dem von Lacerta — das i des letzteren natürlich abgerechnet. — zu erkennen. Stecker hat ein charakteristisches c bei jungen Individuen von Chamaeleon senegalensis

aufgefunden. Ich habe dasselbe, nachdem ich fast alle oben aufgezählten Saurier auch auf den Carpus untersucht habe, als ein kleines Knorpelchen in den jetzt genugsam bekannten Lagerungsbeziehungen noch bei Gongylus ocellatus aufgefunden. Es ist also nunmehr bei einer ganzen Reihe von Sauriern aus verschiedenen Familien ein rudimentäres *i* aufgefunden, ein Beweis dafür, dass dasselbe früher sehr verbreitet gewesen sein muss. Brühl gefällt diese von mir aufgestellte Ansicht nicht, er sagt: »das Verlorengegangensein« — des *i* nämlich — »ist eine Fiktion Born's, ersonnen — ad observandum fidem!« Das ist nicht mehr Grobheit, das ist eine unwürdige Verdächtigung[1]. Derselbe Autor sucht den Fund des *i* dadurch zu detrahiren, dass er ihn auf das »bescheidene Maß sehr individueller und dazu höchst spärlicher (verkümmerter) Vorkommnisse« zurückführt. Näheres verspricht er im Text. Außerdem erwähnt er das *i* der Lacerten nur als eines Knorpelchens, während ich ausdrücklich angeführt habe, dass dasselbe bei Lacerta muralis verknöchert und dazu noch eine besondere Abbildung gegeben habe. Ich muss dem jetzt hinzufügen, dass auch bei alten Exemplaren von Lacerta agilis das Stück zuerst eine periostale Knochenrinde bekommt, worauf denn auch im Innern desselben Markraumbildung mit Zerstörung des Knorpels bis auf die distale Gelenkfläche erfolgt. Für verkümmert habe ich das *i* der Lacerten u. s. f. selbst erklärt, doch will ich jetzt die bedeutungsvolle Thatsache besonders hervorheben, dass die Größe desselben verglichen mit der der übrigen Carpalien bei jungen Thieren (aus der letzten Zeit des Eilebens) mir weit erheblicher erscheint, als beim ausgewachsenen Thiere. Die Reduktion desselben findet also theilweise dadurch statt, dass es verhältnissmäßig umfangreich angelegt, im Wachsthum zurückbleibt. Dies bezieht sich aber nicht nur auf das quantitative, sondern, ich möchte sagen, auch auf das qualitative Wachsthum. Die kleinsten Stücke des Carpus, C_1 und *i*, werden zuletzt deutlich hyalinknorplig, verkalken und verknöchern zuletzt. Die histologischen Umwandlungen werden immer zuerst an den größten Stücken merklich. Was endlich den Versuch Brühl's angeht das *i* zu einem »höchst wahrscheinlich individuellem Vorkommnis« zu stempeln, so brauche ich kaum hervorzuheben, dass ich dasselbe noch bei 16 Carpi

[1] In dem Citate Brühl's ist noch ein sinnentstellender Druckfehler untergelaufen, es heißt in meiner Arbeit nicht »später verloren gegangen sein«, sondern »spurlos«.

von Lac. ag. und vivip. aus allen Lebensaltern, die ich neuerdings untersucht habe, regelmäßig als selbständigen Bestandtheil gefunden habe. Einmal schien es bei einem Embryo vom Ende des Eilebens Neigung zu haben mit dem r zu verschmelzen.

Zum Carpus von Chamaeleon.

Ehe ich das nicht unwesentliche Neue, das ich auf diesem Gebiete beizubringen habe, anführe, muss ich erst auf die Angaben der Autoren, die seit meiner Arbeit über dasselbe Thier geschrieben haben, näher eingehen. Stecker's (No. 10) Darstellung, Deutung und Bilder stimmen in erfreulicher Weise mit den meinigen überein, er hat meine Angaben in zwei Punkten erweitert. Einmal durch den Fund des i bei jungen Exemplaren von Chamaeleo senegalensis und vulgaris, zweitens durch den Nachweis eines richtigen c_1 bei allen von ihm untersuchten Arten (Ch. vulg. Cuv. — bifidus Broign. — senegalensis Daudin). Er vermuthet, dass mir die ziemlich feine Trennungslinie zwischen dem knorpligen C_1 und dem r entgangen sei. Diese Vermuthung ist nicht zutreffend, ich muss nach erneuter, genauer Durchsicht meiner alten und meiner neuen (5 Serien von Ch. dilepis) Präparate auf diesen Punkt hin dabei bleiben, dass dasselbe bei Chamaeleo dilepis, das ich vorzugsweise untersucht habe, so wie bei dem von mir bearbeiteten Cham. vulg. fehlt. An der Stelle, wo man es zu suchen hätte, finde ich ein von dem proximalen Ende von C_2 quer nach außen ziehendes, häufig faserknorpliges Band. Diese Variabilität im Vorkommen eines Carpale bei den Arten der Gattung Chamaeleo wird nach den viel größeren Variationen innerhalb einer Art, die ich unten mitzutheilen habe, nicht besonders Wunder nehmen. Brühl's Darstellung des Thatsächlichen stimmt mit dem Meinigen im Wesentlichen überein. In der Kopie meiner Figur (Taf. XXXI Fig. 14) setzt er auf den Knorpel, den ich als c bezeichnet habe, ein i, lässt aber außerdem auf demselben den Strich eines c enden. In der Tafelerklärung heißt es: »So erscheint das Stück i (c) der proximalen Reihe (das Intermedium, Born, das endo-ulno-carpale mihi . . . .) viel zu klein«; ich habe das fragliche Stück auf der Figur 3 (No. 5) nur mit c bezeichnet und immer als Centrale, nie als Intermedium gedeutet. Bestätigen kann ich die beiden volaren Sesambeine, die Brühl erwähnt und zeichnet. Hoffmann giebt bis auf das c_1 auch nicht wesentlich andere Thatsachen, als ich, kommt aber zu einer grundverschie-

denen Deutung, die ich jedoch für durchaus unberechtigt erklären muss. Zuerst sieht Hoffmann in meinem *c* ein *i* und meint, es entspräche nicht dem Centrale von Stecker, denn in seiner Zeichnung (Fig. 2 Taf. I [1], welche einem ganz jungen Individuum entnommen, ist die Verknöcherung schon angegeben«. — Ein Blick auf die darüber stehende Figur 1 Stecker's, in der das *c* rein knorplig ist und die laut Tafelerklärung einem alten Individuum von Chamaeleo vulg. angehört, hätte Hoffmann belehren können, dass das Vorhandensein oder Fehlen des Knochenkerns zu den allernebensächlichsten Artverschiedenheiten gehört. Die *c* der Stecker'schen Figuren wird Hoffmann, denke ich, als dieselben Knochen anerkennen. Nun besitzt aber das fragliche Stück genau dieselbe Form und dieselben Lagerungsbeziehungen, wie das *c* aller andern Eidechsen, gerade so wie auch seine Nachbarn das *u* und *r* von Chamaeleon genau nach dem für alle Saurier gültigen Typus gebaut sind. Das Centrale von Chamaeleon ist keilförmig, die Schneide des Keils ist zwischen *u* und *r* eingeschoben, — oft ist dieselbe noch viel mehr zugeschärft, als in meiner Figur 3 No. 5 — die Basis des Keils stößt an die Carpalien der zweiten Reihe und zwar (nach Stecker) vorzüglich an Carp.$_{3+4}$ und C_2, so dass nur C_1, welches es bei den übrigen Sauriern erreicht, bei Chamaeleo davon ausgeschlossen ist; alles Verhältnisse, die bei allen übrigen Sauriern wiederkehren. Es könnte also über die Identität des Stückes mit dem *c* der übrigen Saurier auch dann nicht der mindeste Zweifel sein, wenn auch Stecker nicht noch zum Überfluss ein durchaus charakteristisches *i* bei Chamaeleon aufgefunden hätte. Damit fallen aber die ganzen übrigen Deutungen Hoffmann's schon eigentlich in Nichts zusammen, doch fordert seine Darstellung noch in Bezug auf einige andere Punkte die Kritik heraus. Nach ihm ist der große Knochen der zweiten Reihe kein *Cu*, sondern ein *c*, Carpale$_2$ muss als C_1 gelten und C_1 ein accessorisches Stück sein, nur C_3 behält seine Benennung. Diese Deutung macht aus dem Carpus der Chamaeleonten ein dem der übrigen Saurier ganz fremdes Gebilde, während Stecker auf das Bestimmteste erklärt: »Der Carpus von Chamaeleon unterscheidet sich im Wesentlichen fast gar nicht von dem von Lacerta!« — Hoffmann wird offenbar von dem Umstande beeinflusst, dass er in den drei mittleren Metacarpalien bei jungen Thieren zwei Knochenkerne

[1] Bei Hoffmann steht hier durch einen Druckfehler »Fig. *a*« statt »Fig. 2«.

gefunden hat. Dem gegenüber berufe ich mich auf das, was ich oben über den morphologischen Werth von Knochenkernen gesagt habe. Die von HOFFMANN aber in so weittragender Weise verwertheten Knochenkerne erscheinen mir ganz besonders unglücklich ausgewählt, um auf ihr Vorhandensein besondere Schlüsse zu bauen. Es handelt sich nämlich nicht etwa, wie seine Figur 17 zeigt, um besonders entwickelte Knochenkerne in den Epiphysen, wie in der Basis des Metatarsale *I* u. *II* der übrigen Saurier, sondern um zwei dreieckige in der Mitte der Diaphyse gelegene und mit den abgerundeten Spitzen der Dreiecke mehr einander gegenübergestellte Knochenkerne, die zusammengenommen gerade so groß sind und gerade so aussehen, wie der sanduhrförmige Knochenkern in M_I u. $_V$. Sollten diese Knochenkerne, wie HOFFMANN will, Carpalien entsprechen, so bliebe ja nur ein halbes Metacarpale übrig mit einem Knochenkern halb so groß, wie der der randständigen Knochen gleicher Art! — Unten werde ich einen speciellen Fall anführen (Fig. 8), wo die Basis eines Metacarpale (*II*) wirklich mit seinem Carpale (2) verwachsen ist, da sieht die Sache ganz anders aus: dort bildet das Carpale einen besonderen Fortsatz am Metacarpale, der auch in der That seinen besonderen Verkalkungskern besitzt. Nach HOFFMANN hätte hier ein Metacarpale zwei Carpalien in sich einbezogen! — Nun kommt noch hinzu die mir ganz ungewöhnlich erscheinende Form und Lagerung, die HOFFMANN seinen Knochenkernen giebt: besitzen denn die Metacarpalien (und Metatarsalien von Chamaeleo nicht einen periostalen Mantel, wie alle kurzen Röhrenknochen? Reicht der primäre Markraum, der sich im Innern des Metacarpale bildet, nicht, wie sonst überall, unter Aufzehrung des Knorpels bis an diesen heran? Das sind Fragen, die ich nicht beantworten kann, da mir keine jungen Chamaeleonten zur Verfügung standen, die sich aber der HOFFMANN'schen Figur gegenüber sehr gewichtig aufdrängen. Eines will ich zuletzt noch hervorheben: ich weiß aus eigener vielfacher Erfahrung, dass es auch nach der stärksten Pressung des Carpus und Tarsus nicht möglich ist, alle Metacarpalien oder Metatarsalien mit einem Schnitte gleichmäßig central in ihrer ganzen Länge zu treffen; so vollständig lässt sich die Opposition der beiden Hälften der Hand und des Fußes niemals aufheben. Wenn man, wie in dem Längsschnitt, dem HOFFMANN's Figur 17 zu Grunde liegt, die randständigen beiden Metacarpalien central getroffen hat, so ist es äußerst wahrscheinlich, dass die mittleren drei nur oberflächlich angeschnitten sind, sollte dieser Umstand nicht vielleicht die doppelten Knochenkerne erklären? — In Fig. 18 ist vielleicht nur Meta-

tarsale $_I$ wirklich central getroffen und die übrigen vier Metatarsalien sind alle nicht genau central angeschnitten, jedenfalls ist Hoffmann auch bei Metatarsale $_I$ im Zweifel gewesen, denn er hat zwar einen einheitlichen sanduhrförmigen Knochenkern gezeichnet, die beiden dreieckigen Enden aber durch besondere gekrümmte Linien von dem Mittelstücke abgegrenzt. — Meine eigenen, an 5 Carpen von Chamaeleon dilepis ausgeführten neuen Untersuchungen haben das für mich sehr überraschende Resultat gehabt, dass die älteren Autoren, welche bei Chamaeleon nur zwei Stücke in erster Reihe zählen, doch vielleicht genau beobachtet haben, unbeschadet der Richtigkeit der Angaben meiner ersten Arbeit und der damit übereinstimmenden von Stecker, Brühl und Hoffmann. Bei drei von jenen fünf Carpen war nämlich das knorplige *c* mit dem bis auf einen kleinen Knochenkern im unteren mittleren Abschnitte ebenfalls knorpligen *r* in der ganzen Ausdehnung ihrer Berührungsflächen verschmolzen, doch so, dass das *c* an letzterem einen ganz charakteristisch geformten Fortsatz bildete, wie Fig. 7 dies besser, als eine lange Beschreibung, verständlich macht (man vergleiche hierzu Fig. 3 in No. 5 oder Fig. 2 auf Tafel II in No. 10). Im Innern besaß dieser Fortsatz eine besondere Stelle, in der die Knorpelzellen radiär gestellt, vergrößert, aufgehellt erschienen, alles Zeichen, dass hier die Anlage eines besondern Verkalkungs- und damit auch eines besondern Verknöcherungskernes vorlag. In einem dieser drei Carpen fanden sich noch folgende Variationen. C_5 fehlte als besonderer Theil, augenscheinlich war es mit C_{3+4}, das an seiner Stelle einen dicken knorpligen Anbau besaß, untrennbar verschmolzen; derselbe besaß auch eine besonders aufgehellte Stelle im Innern, C_2 dagegen, das sonst gegen sein Metacarpale entweder gelenkig oder wenigstens durch deutliche Bindesubstanz abgesetzt ist, war continuirlich knorplig mit der ihm zugewandten Seite der Basis von M_{II} verschmolzen, wie dies Fig. 8 Taf. I zeigt. Auch hier besaß dasselbe noch einen eigenen Verkalkungskern. In dem dritten Carpus endlich war C_2 zwar von M_{II} deutlich getrennt, dafür aber in der reichlichen proximalen Hälfte ihrer Berührungsflächen mit C_{3+4} knorplig verbunden, während distalwärts beide noch ein Spalt trennte. In einem der beiden Carpi mit gesondertem *c* war die Verschmelzung des C_2 mit C_{3+4} eine vollständige geworden. Ich zweifle daher jetzt auch gar nicht daran, dass der von Cuvier, Owen und nach diesen von Gegenbaur beschriebene Fall vorkommen mag, dass bei Chamaeleon nur zwei

Knochen in erster Reihe gefunden werden und dass mit diesem ein einziger großer Knochen in zweiter Reihe gelenkt, der sämmtliche Metacarpalien trägt, beträgt doch in der That die kleinste beobachtete Zahl von getrennten Carpalien 3 (mihi), die größte 8 (Stecker)! — Es scheint mir aber auch hier wieder vom höchsten Interesse nachzuweisen, wie die Ausbildung des für Chamaeleon charakteristischen Carpus noch im vollen Flusse begriffen ist, eine Reihe von Variationen sind bei der doch immer noch recht beschränkten Zahl von untersuchten Individuen aufgefunden worden, die aufs deutlichste zeigen, wie von Formen aus, die an Zahl und Anordnung der Stücke sich noch direct an die übrigen Saurier anschließen, durch Verschmelzung der Stücke immer mehr auf Vereinfachung und damit auf Konsolidirung des Greiffußes hingestrebt wird, ein Ideal, das am Kletterfuß der Vögel in ganz ähnlicher Weise, auch durch kreisförmige Anordnung der Zehen auf einem Gelenkkopfe, der hier nur durch Verschmelzung der Metatarsalien gewonnen wird, in vollkommener Weise erreicht ist.

Zum Tarsus von Chamaeleon.

Brühl, der mit den meinigen ganz übereinstimmende Angaben über den Bau des Tarsus von Chamaeleon macht, meint in der Einleitung zu der Tafelerklärung (XXXII) »— Born gab c. l. vorzugsweise nur eine richtige Schnittfigur —.« Das ist nicht wahr, ich habe auf Taf. I Fig. 6 No. 5 nur eine Dorsalansicht des Tarsus im Ganzen und gar keine Schnittfigur gegeben. Stecker hat meine Darstellung mit vollem Rechte dahin korrigirt, dass auch bei Chamaeleon die Basenbänder von T_3, M_{II} und M_I zum Kopfe des *As* existiren, ich habe mich davon an drei gut gelungenen Schnittserien durch Tarsen von Chamaeleon dilepis vollständig überzeugt, freilich sehe ich dieselben, anders, als Stecker sie beschreibt und zeichnet (Fig. 9 B_1, B_2, B_3). Damit wird aber der einzige Unterschied, den dasselbe im Bau des Tarsus von den übrigen Sauriern zeigte, noch vollends eliminirt und wie groß nun die Übereinstimmung ist, mag die Schnittfigur 9 beweisen, an der ich mir folgende Kombinationen erlaubt habe: T_3, das auf diesem Schnitt schon sehr klein war, ist aus dem nächsten dorsalen, und das *As* T_1, welches noch nicht vollständig erschien, aus dem einen der nächsten plantaren Schnitte eingezeichnet, der Meniskus, der auf diesem Schnitte herausgefallen (umgeschlagen war), ist nach einem andern eingetragen. — Der Knorpel desselben

liegt viel weiter plantarwärts, der Ansatz der Basenbänder ebenfalls. M_I ist in seinem knöchernen Theile nicht ganz gelungen. Ich sehe nicht ein, wie es ohne eine derartige Kombination möglich ist, ein übersichtliches Schnittbild vom Tarsus des Chamaeleon zu geben. In diesem Falle war T_3 mit dem *Cu* verschmolzen, wenn auch mit besonderem Verkalkungskern, in den beiden andern erschien es gesondert, die Trennung kommt also auch bei Chamaeleo dilepis vor. Hätte Stecker in Bezug auf das Verhalten von T_3 nicht nur meine Figur berücksichtigt, in der bei den dorsal klaffenden Gelenken die richtige Aneinanderlagerung der Theile nicht ohne Weiteres verständlich ist, sondern auch den Text, so würde er sich pag. 23 von der vierten Zeile an überzeugt haben, dass ich darüber schon ganz genau dieselbe Angabe gemacht habe, wie er, es heißt dort: »An diesen« (nämlich an T_3) »legen sich der übrige Theil der Basis von M_{III}, M_{II} und die dorsale Hälfte der Basis des M_I an« also fast dieselben Worte, wie bei Stecker pag. 9 Zeile 7! — Über den zweiten Knorpelkern im Meniskus, den Stecker beschreibt, übrigens aber in Figur 3 Tafel II nicht abbildet, kann ich nichts aussagen, da ich nur den einen Knorpel in der plantaren Hälfte des Meniskus gefunden habe, der sich genau eben so verhält, wie bei den Askaloboten und den übrigen Crassilinguiern; auch Fig. 9 Stecker's hat mich über diesen Punkt nicht recht aufgeklärt. Das kleine Knorpelchen, welches Stecker als T_2 deuten will (Fig. 4 von einem jungen Individuum von Chamaeleo senegalensis), stimmt wohl vollkommen mit dem von derselben Stelle und unter denselben Verhältnissen (die distale Hälfte von T_3 verknöchert) bei Phrynosoma von Calori und mir (Fig. 6) abgebildeten Knorpel. Ich sehe mich demnach gar nicht veranlasst, meinen Satz, dass der Tarsus von Chamaeleo dem der übrigen Saurier im Wesentlichen gleicht, irgend wie abzuändern. Gegen die Auffassung Stecker's, dass »die Form des Tarsus bei den Askaloboten, Leguanen und Lacerten, nicht als die normale, sondern als eine von dem regelmäßigen Typus mehr oder weniger abweichende« anzusehen ist, während der Chamaeleontentarsus der typische sei, muss ich doch das sehr gewichtige Bedenken erheben, dass damit eine einzelne Tarsusform, die zwar den übrigen ähnlich, aber offenbar zu einem ganz speciellen Zwecke (Greiffuß) angepasst ist, zum Ausgangspunkte genommen wird. Die Hoffmann'sche Deutung wird wieder von den doppelten Knochenkernen in den Metatarsalien beherrscht; dem Gesagten zufolge kann ich dieselbe, so entschieden sie auftritt, doch nicht im mindesten für berechtigt anerkennen.

Das Cuboid nennt HOFFMANN Centrale, das T_3 T_1, die vier fibularen Tarsalien sollen mit den Metatarsalien verschmolzen sein: aus den vorher gegebenen Daten wird wohl ohne Weiteres einzusehen sein, warum ich dieser Auffassung entgegentreten muss.

Breslau, 25./8. 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

F Fibula, — *f* fibulare,
T Tibia, — *t* tibiale,
Asf Astragalo-fibulare,
M_{I-V} die fünf Metatarsalien oder Metacarpalien von der inneren Seite her gezählt,
T_{1-3} die innern drei Tarsalien der zweiten Reihe.
Cu Cuboid,
m Meniskus,
Ta Tarsale der sechsten Zehe,
a_1 Metatarsale derselben, a_2 und a_3 Phalangen,
R Radius, — *r* radiale,
U Ulna, — *u* ulnare,
i Intermedium, — *c* centrale,
$_{1-5}$ die Carpalien der zweiten Reihe.

Grau sind überall die Bänder und Markräume, blau der Hyalinknorpel und schwarz die Knochen gehalten.

Fig. 1. Die innere Hälfte eines Schnittes durch den Tarsus einer sehr alten Hyla arborea.
Fig. 2. Der zweite Schnitt plantarwärts von diesem; beide 12 Mal vergr.
Fig. 3. Die innere Hälfte eines Schnittes durch den Tarsus einer einjährigen Phryne vulgaris, 29 Mal vergr.
Fig. 4. Schnitt durch den Tarsus von Bombinator igneus, a_1 und a_2 aus einem mehr plantaren Schnitte ergänzt.
Fig. 5. Schnitt durch den Carpus einer vierbeinigen Larve von Alytes obstetricans.
Fig. 6. Schnitt durch den Tarsus von Phrynosoma orbiculare, *m* aus einem mehr plantaren Schnitte ergänzt.
Fig. 7. Schnitt durch den Carpus eines Chamaeleo dilepis.
Fig. 8. Aus einem Schnitt durch einen andern Carpus von Chamaeleo dilepis.
Fig. 9. Kombinirtes Schnittbild des Tarsus von Chamaeleo dilepis. Näheres im Text.
Fig. 4—9 sind circa 12 Mal vergrößert.

Verzeichnis der im Text angeführten Litteratur.

1. Calori, L. Sulla Scheletrographia de 'Saurii. Bologna. 1858. (Nota I bis VIII 57—61.)
2. Gegenbaur, C. Untersuchungen über vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
3. Gegenbaur, C. Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. II. Heft 3. pag. 396.
4. Born, G. Über die sechste Zehe der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. I. Heft 3. pag. 435.
5. Born, G. Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. II. Heft 1. pag. 1.
6. Born, G. Über das Skelett des Fersenhöckers von Rana fusca und Rana arvalis, vorgetragen in der Sitzung der naturwissenschaftlichen Sektion der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur vom 2. Juli 1879.
7. Leydig, Fr. Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morphol. Jahrb. Bd. II. Heft 2. pag. 165.
8. Leydig, Fr. Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.
9. Brühl, C. B. Zootomie aller Thierklassen. Atlas. Lief. 6, 7. 8. Wien 1876.
10. Stecker, A. Zur Kenntnis des Carpus und Tarsus bei Chamaeleon. LXXV. Band der Sitzungsberichte der kais. Ak. der Wissensch. zu Wien 1. Abth. Jan.-Heft. Jahrg. 1877.
11. Thacher, J. K. Median and paired fins etc. from the Transactions of the Connecticut Acad. Vol. III. 1877.
12. Wiedersheim, R. Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien.
13. Hoffmann, C. K. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Sep.-Abdr. aus dem Niederländischen Archiv für Zool. B. IV.
14. Hoffmann, C. K. Amphibien in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs VI. 2.

G. Born del.

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Inst. v. J. G. Bach, Leipzig

Der feinere Bau der Seeigelzähne.

Von

Wilhelm Giesbrecht.

(Aus dem zoologischen Institut zu Kiel.)

Mit Tafel II—V.

Zur Orientirung an dem Objekt der Untersuchung diene Folgendes:

Das Ende der Zähne, welches aus der Buccalmembran hervorragt und von dem Thiere zum Kauen benutzt wird, heiße das Kauende (Taf. II Fig. 1, Taf. V Fig. 67, 68 *K—E*), das entgegengesetzte das Wurzelende (Taf. II Fig. 1, Taf. V Fig. 68 *W—E*) (VALENTIN: plume dentaire). Wir nennen mit VALENTIN[1] die Längsleiste, welche an der dem Darm zugewendeten Seite des Zahnes hinzieht, die Carina (Taf. II Fig. 1, 2, Taf. V Fig. 67, 68 *C*) und stellen derselben als dem accessorischen Theile, der seine Form bei verschiedenen Arten wechselt und am Wurzelende des Zahnes gänzlich fehlt, die übrige Masse des Zahnes als Zahnkörper (Taf. II Fig. 1. 2. Taf. V Fig. 67, 68 *Z—k*) gegenüber. An dem Zahnkörper lassen sich ein medialer (Taf. II Fig. 2 *M—K*) und zwei laterale (Taf. II Fig. 2 *L—K*) Theile (VALENTIN: ailes) unterscheiden.

Der Zahn ist nun so in die Pyramide eingebettet (Taf. II Fig. 1 und 2), dass die distale[2] konvexe Fläche des Zahnkörpers,

[1] G. VALENTIN. Anatomie du genre Echinus. 1841. (Erste Monographie der von L. AGASSIZ veröffentlichten Monogr. d'Echinodermes viv. et foss.)

[2] Die Ausdrücke distal und proximal sollen sich immer auf die orale Achse des Thieres beziehen.

wenigstens mit einem Theile, fest und unverrückbar[1] an derselben anliegt, während die proximale Seite des Körpers und die Carina frei in den Raum hineinragen (Taf. II Fig. 2), welchen die beiden Stücke, aus denen die Pyramide besteht[2], umschließen. Zur Bezeichnung der Schnitte und Schliffe durch Radiaten erscheinen die Termini passend, welche die Botaniker für Schnitte durch Stengel gebrauchen. Demnach sei ein Transversalschnitt derjenige, welcher den Zahn senkrecht zu seiner Längsachse trifft, ein Radialschnitt der, in welchem zugleich die orale (Längs-Haupt-)Achse des Thieres und die Längsachse des Zahnes liegen, und ein Tangentialschnitt der, welcher, parallel zur Längsachse des Zahnes, auf dem Radialschnitt senkrecht steht.

Der histiologische Bau des Skelettes der Zähne ist durchaus verschieden von dem der Schale, der Stacheln, der übrigen Stücke der Laterne des Aristoteles etc. Alle diese Kalkgebilde bestehen aus nichts anderem, als aus einem Maschenwerk von Kalk (Taf. V Fig. 65) (Valentin: réseau calcaire), das nur in den Stacheln gewisser Arten, besonders aus der Gruppe der Echiniden, mannigfaltige und oft sehr zierliche Formen annimmt, überall sonst aber nur in Anordnung und Stärke der Kalkstäbchen variirt. Die Hohlräume, welche sich zwischen den Kalkstäbchen befinden, bilden ebenfalls ein Netzwerk, dessen Form sich von der des Kalknetzes nicht wesentlich unterscheidet; nur für gewöhnlich ist der Durchmesser der Hohlräume größer als der der Kalkstäbe. Dies Verhältnis kehrt sich indessen nicht selten um, und der Anblick eines Schliffes durch ein solches Kalkstück verführt leicht zu einer Verwechslung dessen, was Hohlraum und dessen, was mit Kalk erfüllt ist. Die Hohlräume können sogar, dadurch, dass die Kalkstäbe an Dicke immer mehr zunehmen, vollständig schwinden, wie dies an manchen Stellen der Pyramiden geschieht, so dass in der kom-

[1] Nuhn, (Lehrbuch der vergl. Anat. 1878 p. 67) sagt: »Da die Pyramidenstücke durch Muskeln in ihrer Stellung verändert werden können, das Gleiche auch für die Zähne gilt, die gegen einander bewegbar sind, so —«. — Die Zähne, an welchen keine Muskeln sich ansetzen, können durchaus keine andere Bewegungen ausführen, als die, welche die Pyramiden machen, da sie, wie bemerkt, fest mit denselben verbunden sind, so dass bei manchen Arten auch nach dem Kochen in Kalilauge der Zahn nur mit Gewalt aus dieser Verbindung zu lösen ist.

[2] H. Meyer, »Über die Laterne des Aristoteles« im Archiv für Anatomie und Physiologie von J. Müller 1849. pag. 195.

pakten in den Pyramiden übrigens außerordentlich harten Kalksubstanz, nur verstreut einige vereinzelte Kanälchen übrig bleiben (Taf. V Fig. 66). (Valentin hat diese Kanälchen für Kalkstäbchen gehalten, eingestreut in eine sogenannte gelbe Substanz, die er von der Substanz der réseaux calcaires unterscheidet.) Sicherheit über die Natur eines Maschenwerks von zweifelhaftem Ansehen giebt die Betrachtung des Randes und vor Allem die Füllung mit Farbstoffen, z. B. mit Fuchsin (s. u.).

Von diesen Kalknetzen nun findet sich in den Zähnen auch nicht die Spur. Die Elemente des Zahnskelettes sind vielmehr einmal dünne, meist gewölbte, über und zwischen einander geschobene Lamellen — Schuppen — und beiderseits zugespitzte, von unregelmäßigen Flächen begrenzte Nadeln — Prismen. Im Allgemeinen besteht der Zahnkörper aus den Schuppen, die Carina aus den Prismen.

---

a. Echinoidea regularia.

Wir gehen aus von dem Wurzelende. Dasselbe ist nach der Carinalseite zu gewöhnlich umgebogen (Taf. II Fig. 1), bei Podophora sogar in einer dichten Spirale aufgerollt.

Die äußerste Spitze desselben besteht aus zwei convergirenden Reihen von auf einander liegenden Plättchen (Taf. II Fig. 3), die zunächst eine durchaus gleichförmige Struktur aufweisen (Taf. II Fig. 4. mit zunehmender Größe aber einmal eine querdurchlaufende Linie (Taf. II Fig. 5 u. ff., 15—18) und dann eine koncentrische Streifung zeigen (Taf. II Fig. 15—18). Der Mittelpunkt dieser Streifung ist der zuerst gebildete, älteste Punkt des Plättchens — der Ansatzpunkt (Taf. II Fig. 5—18 *a*). Indess wird ganz so wie bei Muschelschalen, nicht gleichmäßig im Kreise um den Ansatzpunkt der Kalk abgelagert, sondern nur nach einer Seite hin, so dass der Ansatzpunkt immer am Rande des Plättchens bleibt — wie auch der Umbo der Muschelschalen. Er ist auch der Ausgangspunkt jener querdurchlaufenden Linie. Dieselbe theilt das Plättchen in zwei Theile, welche mit einem Winkel von beinahe 180° an einander stoßen. Nicht bei allen Arten zeigt sich noch eine zweite schwächere, ebenfalls vom Ansatzpunkt ausgehende Linie (Taf. II Fig. 15, 16, 18 *ac*), die der Ausdruck einer zweiten Einknickung des Plättchens ist. Später, wenn sich die Plättchen mehr und mehr wölben, verschwinden diese Linien nach und nach (Taf. II Fig. 18).

Die Plättchen sind die erste Anlage der Zahnschuppen.

Die beiden Schuppenreihen rücken nun einander immer näher, und die Schuppen schieben sich schließlich mit ihren stumpfen Enden zwischen einander (Taf. II Fig. 13), so dass mit niemals gestörter Regelmäßigkeit je eine Schuppe der einen Reihe mit einer der andern abwechselt.

Die ursprünglich scharfen Ecken der Schuppen runden sich mehr und mehr ab (Taf. II Fig. 8—12 u. 16, 18), während die Schuppe zunächst — mit der angegebenen Beschränkung — nach allen Seiten gleichmäßig zunimmt.

Mit der Vergrößerung des Umfangs schreitet gleichzeitig auch das Dickenwachsthum der Schuppen fort. (Die Schuppen von Ech. esculentus erreichen eine Dicke von höchstens 0,00114 mm.)

Bald aber geschieht das Wachsthum des Umfanges nur noch an dem freien Ende, während die in einander geschobenen Theile der Schuppen ihre Ausdehnung nicht weiter ändern.

Dann haben die Schuppen die Gestalt und Lage bekommen, die sie im Wesentlichen beibehalten.

Es sind flach gewölbte, längliche Kalklamellen mit einem stumpfen, einem spitzeren Ende (Taf. II Fig. 18). Dieselben zeigen die schon von Valentin angeführte Eigenthümlichkeit, bei leisem Druck in überraschend regelmäßig geformte Stücke zu zerspringen, in Rhomboide oder Rechtecke, die oft von genau geraden Linien begrenzt sind.

Ein Schliff, der die Schuppen etwa senkrecht zu ihrer Fläche trifft, zeigt, dass sie nicht homogen sind; sie bestehen vielmehr aus zwei Lamellen, die durch eine Schicht getrennt sind, welche sich optisch anders verhält wie jene (Taf. III Fig. 34).

Die Lage der Schuppen ist folgende: denkt man sich die Punkte *b* aller auf einander gelagerten Schuppen (Taf. II Fig. 13) durch eine Linie verbunden, so erhält man die Medianlinie des ausgebildeten Zahnes. Mit dieser Medianlinie nun bilden die Schuppen sowohl in der Richtung *ba* als in *bc* spitze Winkel (= etwa $^1/_2$ R.), deren Scheitel dem Kauende zu liegen. Die Schuppen liegen ganz auf der distalen, von der oralen Achse des Thieres abgewendeten Seite der Medianlinie und wenden ihre konkave Fläche sowohl der Medianlinie als dem Wurzelende zu. Sobald der Zahn also in die Pyramide eingetreten ist, so ist die Lage der Schuppen derartig, dass sie, dachziegelartig sich deckend, gegen die distale Seitenfläche und die Grundfläche der Pyramide hin, schräg abfallen. Jede Schuppe wird von der zunächst darüber liegenden jedoch nur so weit bedeckt.

dass noch ein schmaler Randsaum an der konvexen Körperfläche zu Tage liegt (Taf. II Fig. 13 *ac*). Die Punkte *a* bleiben also zunächst an der distalen Außenfläche des Zahnkörpers, und da die Schuppen nicht so weit zwischen einander geschoben sind, dass die beiden Reihen dieser Punkte *a* sich erreichen, so bleibt zwischen diesen Reihen eine Furche übrig, die der Länge nach an der convexen Seite des Zahnkörpers hinzieht: Die Körperfurche (Taf. II Fig. 13 *aa*. Taf. II Fig. 2 *K-F*) (VALENTIN: sillon médian).

Dieser Lage gemäß können wir das stumpfe Ende der Schuppen (Taf. II Fig. 5—18 *b*) das mediale, das spitzere (Taf. II Fig. 5 bis 18 *c*) das laterale Ende nennen; ferner möge derjenige der beiden längsten Schuppenränder, welcher eine gleichförmige ununterbrochene Kontur hat, der proximale Längsrand (dieselben Fig. *b c*) heißen, während wir den gegenüberliegenden (in dem der Punkt *a* liegt) den distalen Längsrand (dieselben Fig. *b ac*) nennen wollen.

Die nächste Differenzirung tritt an dem medialen Ende der Schuppen auf und zwar auf dessen konkaver Fläche. Dort zeigen sich eigenthümliche, geschlängelte Zeichnungen, herrührend von vielfach gewundenen Kalkbändern, die sich auf die Schuppen abgelagert haben, ohne mit ihnen zu verwachsen. Zuerst liegen diese Kalkbänder in derselben Ebene (Taf. II Fig. 8, 9, 17), dann aber schieben sie sich mehrfach über und durch einander, so dass besonders in der Nähe des Randes ein unauflösliches Gewirre von Linien entsteht (Taf. II Fig. 10—12 u. 18). Das Licht wird dort so vielfach gebrochen und reflektirt, dass die Stelle schwarz erscheint. — Diese sekundären Kalkablagerungen erstrecken sich nach zwei Richtungen hin: einmal gegen den distalen Längsrand hin, ohne ihn jedoch zu erreichen; in dieser Richtung haben sie eine breite lappige Form; dagegen zeigen sie eine immer schmäler und spitzer auslaufende Gestalt, je weiter man in der zweiten Richtung längs dem proximalen Längsrande fortschreitend, sich dem lateralen Ende der Schuppen nähert (Taf. II Fig. 14 u. 18).

An ihrer proximalen Längskante erfährt die Schuppe zu derselben Zeit eine neue Veränderung ihrer Gestalt. Unter einem Winkel von etwa 90° setzt sich hier ein Fortsatz an, nicht lose auflagernd wie jene oben besprochenen Gebilde, sondern fest mit der Schuppe verbunden, als ihre unmittelbare Fortsetzung, zunächst eben so dünn wie sie, mit derselben parallelen Anwachsstreifung (Taf. II Fig. 10, 11, 12, 14, 19—21, Taf. III Fig. 28—30 *S-F*).

Die eben beschriebenen, bänder- und lappenförmigen sekundären Kalkablagerungen auf der konkaven Fläche der Schuppen bilden die Grundlage, aus der ein nunmehr zu beschreibendes wichtiges Element des Zahnskelettes herauswächst. Während diese Kalkablagerungen nämlich sich über die konkave Fläche der Schuppen verbreiten, wachsen diejenigen von ihnen, welche sich längs dem Schuppenrande hinziehen (und zwar zuerst die am medialen Ende gelegenen) in ganz außerordentlich feine, runde Nadeln aus (Taf. II Fig. 12 und 14 *Pr*). Diese Nadeln biegen sich an ihrer Ansatzstelle in der Art um, dass sie mit der konkaven Fläche der Schuppe einen ungefähr rechten Winkel bilden. Da nun die Schuppen mit der Medianlinie einen Winkel von ungefähr 45° machen, so theilt die Medianlinie den rechten Winkel zwischen Schuppen und Nadeln in zwei ungefähr gleiche Theile (Taf. IV Fig. 46).

Indem die Nadeln sich verlängern und verdicken, werden sie zu den Prismen, dem Hauptbestandtheile der Carina.

Anfangs sind die Prismen so fein und dicht gedrängt, dass sie wenigstens an dem medialen Theile der Schuppen fast ebenso wenig auflösbar sind, wie das Kalkgeflecht, aus dem sie hervortreten.

Das Wachsthum der Prismen schreitet im Allgemeinen in der Radialebene fort, wesshalb Radialschliffe am besten geeignet sind, die Wachsthumsrichtung zu zeigen (Taf. IV Fig. 46). Dieselbe zeigt bei den einzelnen Arten nicht erhebliche aber konstante Verschiedenheiten. Bei allen Arten aber machen diejenigen Prismen, die am medialen Theile der Schuppen entstehen, nicht lange nach ihrer Entstehung eine Beugung in der Radialebene, durch welche sie von der Medianlinie sich entfernen. Dadurch aber heben sie sich aus dem Körper des Zahnes heraus und verursachen die Bildung einer Leiste, die sich der Länge nach an der proximalen Fläche des Zahnkörpers hinzieht — diese Leiste ist die erste Anlage der Carina.

Außer diesen Prismen, welche den mittleren Theil der Carina ausmachen, betheiligen sich an der Bildung der Carina noch jene oben beschriebenen Fortsätze der Schuppen, welche sich an der proximalen Längswand der Schuppen unter einem etwa rechten Winkel ansetzten, und zwar in folgender Weise:

Der der Medianlinie zunächst liegende Theil dieser Fortsätze wächst lang aus (Taf. II Fig. 14, 19—21, Taf. IV Fig. 28—30 *C-S-F*), verdickt sich am Ende und macht eine leichte Beugung lateralwärts. So erreichen diese Fortsätze zu beiden Seiten die her-

vorstehenden Prismen, legen sich an dieselben an und bilden die Seitentheile der Carina. Das laterale Stück der Schuppenfortsätze (dieselben Fig. *K-S-F*, welches nicht so lang hervorwächst, bleibt ganz im Zahnkörper. An jedem Schuppenfortsatz lässt sich demnach ein Carinal- (*C-S-F*) und ein Körperstück (*K-S-F*) unterscheiden.

Außer dieser Krümmung der Prismen, durch welche die Carina entsteht, beobachtet man noch andere bei jeder Art regelmäßig wiederkehrende Beugungen in der Radialebene und am carinalen Ende oft noch unregelmäßige Krümmungen in verschiedenen Ebenen.

Die Dickenzunahme der Prismen ist eine sehr allmähliche; erst kurz vor ihrem Ende erreichen sie den größten Durchmesser und spitzen sich dann nochmals schnell zu (Taf. III Fig. 22, 23).

Ihre Begrenzungsflächen sind durchaus unregelmäßig; Kanten verlieren sich, andere Kanten treten auf und winden sich oft um die Prismen herum. Ein Querschnitt durch die Prismen zeigt in Folge davon unregelmäßige Polygone (Taf. III Fig. 32, 42, Taf. IV Fig. 43).

Wie die beiden Kalklamellen, aus denen jede Schuppe besteht, durch eine ein anderes optisches Verhalten zeigende Zwischenschicht getrennt sind, so zeigt sich auch an Querschliffen durch die Prismen in denselben ein Achsencylinder, der das Licht anders durchlässt als seine Umgebung (Taf. III Fig. 32, 42 *A-C*). Während jedoch jene Zwischenschicht in den Schuppen sich niemals mit Fuchsin tingirt, bemerkt man, bei hinreichend langer Behandlung mit Fuchsin, jedesmal eine ganz schwache Röthung der Achsencylinder der Prismen (Taf. III Fig. 42 *A-C*). Trotz dieser geringen Verschiedenheit im Verhalten gegen Fuchsinlösung scheint es, dass jene Zwischenschicht und die Achsencylinder gleiche Entstehung und gleiche Beschaffenheit haben. Behandelt man nämlich sehr dünne Schliffe mit einer schwachen Säure, so sieht man weder von der Schicht noch von dem Achsencylinder etwas übrig bleiben. Dazu kommt, dass wenn der Schliff nur dünn genug ist, das optische Verhalten der Zwischenschicht nicht zu unterscheiden ist von dem von Bruchspalten, welche beim Schleifen in den Schuppen zu entstehen pflegen. Daraus lässt sich wohl schließen, dass die Zwischenschicht wie die Achsencylinder sehr enge Hohlräume sind, entstanden dadurch, dass bei der von zwei Seiten her stattfindenden (Schuppen) oder peripherischen (Prismen) Kalkanlagerung, die zuerst ausgeschiedenen Kalktheile sich nicht ganz solid vereinigten. — doch immerhin so fest sich an einander legend, dass Schuppenstücke von selber

niemals in die beiden Lamellen zerfallen. Querschnitte durch die Carina zeigen an den Prismen eine schwache Streifung senkrecht zur Radialebene (Taf. III Fig. 32, 42, Taf. IV Fig. 43).

Die Regelmäßigkeit der Gestalt, wie die Prismen des medialen Theiles sie in gewisser Hinsicht noch zeigen, geht mehr und mehr verloren, wenn man gegen das laterale Ende der Schuppen fortschreitet. Die Prismen, die dort in dem Winkel entstehen, welchen jede Schuppe mit ihrem Fortsatze bildet, sind unregelmäßig gekrümmt, durch einander geschlungen, verästelt und außerdem kürzer und dünner als die Carinalprismen (Taf. II Fig. 19, Taf. III Fig. 31 *L-Pr*). Sie betheiligen sich an der Bildung der Carina nicht, sondern sie machen zusammen mit den Körperstücken der Schuppenfortsätze, zwischen denen sie liegen, die proximale Hälfte der lateralen Theile des Zahnkörpers aus, welche zu beiden Seiten an die Carina grenzen.

Wir gehen zu einer neuen Bildung an den Schuppen über, die an dem distalen Längsrande derselben auftritt. Es war oben gesagt, dass die distalen Ränder der Schuppen sich nicht ganz decken, sondern dass ein schmaler Saum von jeder Schuppe frei bleibt; dieser frei bleibende Saum gehört natürlich der konvexen Schuppenfläche an. Auf dem mehr lateral gelegenen Ende dieses Saumes nun entstehen kleine, unregelmäßig vertheilte, warzenförmige Erhöhungen (Taf III Fig. 24, 25 *W-Z*). Dies geschieht etwa zu derselben Zeit, wo die am proximalen Rande entstandenen Schuppenfortsätze bereits ihren Ausläufer zur seitlichen Deckung der Carinalprismen vorgestreckt haben. Diese Warzen nun wachsen zu Zapfen aus (Taf. III Fig. 35, 36 *Z*); es bilden sich Brücken, manchmal zwischen Zapfen derselben, fast regelmäßig zwischen denen der benachbarten Schuppen (Taf. III Fig. 37, 40, Taf. IV Fig. 45). Bald aber, nachdem die Zapfen eine gewisse Höhe und Dicke erreicht haben, verändern sie sich weiter nicht. Diese Zapfen sind fest mit den Schuppen verbunden; brechen sie ab, so entsteht eine rissige Bruchfläche. Da die Zapfen auf den frei gebliebenen Säumen der konvexen Schuppenflächen entstehen, so müssen sie sich an der Bildung der distalen Oberfläche des Zahnkörpers betheiligen; und zwar nehmen sie auf beiden Seiten der Zahnkörperfläche je einen Streifen ein, der zwischen den lateralen Rändern und dem mittleren Theile der Fläche sich befindet (Taf. V Fig. 69 — 83 *Z*). Schon mit bloßen Augen kann man diese Streifen gewöhnlich erkennen, da sie zufolge der Unebenheit ihrer Oberfläche matt er-

scheinen und dadurch von den angrenzenden glänzenden Theilen der Zahnfläche abstechen. — Wo die Zapfen hervorwachsen, legt sich der Zahn am engsten an die Pyramide an (Taf. II Fig. 2 *Z*); einen unmittelbaren Übergang aber der Zapfen in die Stäbchen des Kalkgewebes der Pyramiden habe ich selbst bei den Arten nicht finden können, deren Zähne nur mit Anwendung großer Gewalt aus den Pyramiden zu lösen sind.

Die Gestalt und Lage der Zapfen ist bei allen regulären und irregulären Echinoiden fast dieselbe (Taf. V Fig. 69—83).

Alle bisher besprochenen Theile liegen bis zu einer gewissen Entfernung vom Wurzelende lose in einander geschichtet. Es ist selbstverständlich, dass der Dienst, welchen der ausgebildete Zahn dem Thiere zu leisten hat, eine feste Verbindung der Zahnelemente erheischt. Diese Verbindung nun beginnt bereits, ehe die Prismen noch ihre volle Länge erreicht haben, ist da vollendet, wo der Zahn aus der Pyramide heraustritt, und geschieht auf zweierlei Weise, durch eine äußere und innere Kalkablagerung.

Sobald die Verkittung der Zahnelemente eintritt, lässt sich die so lange angewandte Untersuchungsmethode des Zergliederns mit der Präparirnadel nicht mehr anwenden. Die Untersuchung des Skelettes des Kauendes stützt sich fast allein auf die Betrachtung von dünnen Schliffen. Aber auch durch das lose zusammenhängende Wurzelende lassen sich Schliffe anfertigen und sie sind zur sicheren Orientirung über die Lage und zur Erkenntnis des feineren Baues der einzelnen Theile unentbehrlich.

Der (Taf. III Fig. 33) gezeichnete Transversalschliff durch die Zahnwurzel eines Echinus esculentus bestätigt die vorher gemachten Angaben über die Lage der Zahnelemente. Die Schuppen (*Sch*) der beiden Seiten, mit verschiedenen Farben gezeichnet, schieben sich in der Mediangegend zwischen einander. Seitwärts senden sie ihre Fortsätze ab, deren am weitesten hervorragenden Stücke (*C-S-F*) bestimmt sind, die Lateraltheile der Carina zu bilden. Die Prismen der Carina (*C-Pr*) sind an ihrem Grunde fast parallel mit ihrer Längsachse, dann schräg, endlich fast senkrecht dazu getroffen: der Grund liegt in der oben beschriebenen Wachsthumsrichtung der Prismen. Der nächstfolgende Transversalschliff (Taf. III Fig. 35) zeigt die Carina weiter fortgeschritten: die Prismen sind dicker geworden und die am Ende verdickten Enden der Schuppenfortsätze (*C-S-F*) haben sich an die Seiten der Carina angelegt. Auch die Bildung der Zäpfchen (*Z*) auf der distalen Fläche des Zahnkörpers hat begonnen.

Die lateralen Stücke der Schuppenfortsätze (*K-S-F*) zeigen ein unregelmäßiges Wachsthum; zwischen ihnen liegen die noch sehr dünnen seitlichen Prismen (*L-Pr*).

Die Verbindung der Zahnelemente unter einander im Innern des Zahnes geschieht durch rundliche, ungleich große und verschieden geformte Kalkscheibchen, welche sich zwischen den benachbarten Schuppen und Prismen ablagern. Man sieht an zwei gegenüberliegenden Punkten zweier an einander stoßenden Schuppen warzenförmige Erhöhungen entstehen (Taf. III Fig. 39 *W-S*); diese wachsen einander entgegen, bis sie sich erreichen und vereinigen sich (Taf. III 39 *S*). Aus dieser Art der Entstehung der Scheibchen erklärt sich, dass ihre Grundflächen, mit denen sie ansitzen, einen größeren Umfang haben, als der in der Mitte zwischen denselben liegende Theil. Die Verbindung der Scheiben mit den Schuppen und Prismen ist weder eine so lose, wie die der Kalkablagerungen, aus denen die Prismen hervorgehen, noch eine so feste wie die der Zapfen: Bei der Trennung zweier durch die Scheiben verbundenen Prismen oder Schuppen hat man einen merkbaren Widerstand zu überwinden, doch bleibt die Bruchfläche glatt; es bleiben dabei Gruppen von Scheiben in unregelmäßiger Vertheilung an beiden getrennten Stücken hängen (Taf. III Fig. 26 *S*); manche solcher Gruppen lösen sich auch vollständig los und an diesen bemerkt man, dass in den Zwischenräumen, durch welche die Scheiben von einander getrennt bleiben, sich eine dünne, durchsichtige Membran befindet, welche die Scheiben zusammenhält (Taf. III Fig. 27).

Zuerst werden die Schuppen an einander befestigt, dann die Theile der Carinalprismen, welche etwa auf der Grenze zwischen Carina und Körper liegen. Deren Verkittung schreitet dann gegen den proximalen Rand der Carina fort (Taf. IV Fig. 43). Zu gleicher Zeit wachsen die im lateralen Theile der Schuppen entstandenen Prismen in der oben angegebenen Weise aus und werden mit den Schuppenfortsätzen und unter sich durch die Scheiben verbunden (Taf. III Fig. 37). In der Nähe ihres Ursprunges, in der Mitte des Zahnkörpers werden an die Prismen keine Scheiben angelagert.

Die Kalkanlagerung von der Oberfläche des Zahnes her beginnt fast gleichzeitig mit der Bildung der Scheiben zwischen den Zahnelementen und schreitet mit ihr fort. Zuerst wird besonders in der Gegend der longitudinalen Körperfurche Kalk an die äußeren, konvexen Flächen der Schuppen angelagert, so dass die Schuppen

auf Transversal-Schliffen am Ende unregelmäßig keulenförmig verdickt erscheinen (Taf. III Fig. 39). Von der Furche ab wird nach beiden Seiten hin die Kalkanlagerung etwas schwächer und schwillt kurz vor Beginn der Zapfen stärker an (Taf. IV Fig. 44). Hierdurch entsteht auf Transversal-Schliffen eine winklige Ausbuchtung (Taf. V Fig. 72, 74. 77—80) und an der distalen Fläche des Zahnkörpers eine schwache Längsleiste.

An der Stelle, wo die Zapfen hervorkommen, findet keine Kalkanlagerung statt (Taf. IV Fig. 44, 45). Dieselbe beginnt erst wieder an den lateralen Flächen des Zahnkörpers (Taf. IV Fig. 45 *K-A*), ist dort stark, nimmt gegen die Carina hin ab, überzieht auch in dünnerer Schicht die Seitenflächen der Carina, und verschwindet fast ganz an der proximalen Fläche der Carina (Taf. V Fig. 80). Wo die Kalkanlagerung den Zahn überzieht, erscheint derselbe glänzend.

Sobald die Kalkanlagerung an den lateralen Theilen des Körpers beginnt, hört das Wachsthum der Schuppen in der Richtung ihrer größten Ausdehnung, welches eine Verbreiterung des Zahnkörpers so lange bewirkte, natürlich auf. Bis dahin aber findet dasselbe statt; zuletzt jedoch nicht mehr in jener regelmäßigen, durch parallele Anwachsstreifung sich kund gebenden Weise. Die lateralen Ränder der Schuppen und besonders der Schuppenfortsätze nämlich wachsen nur noch an einzelnen Stellen weiter, so dass sie in Fransen auslaufen. Diese Kalkfransen bilden nun, vor dem Beginn der Kalkanlagerung, als ein krauses Gewirr von verschlungenen Fasern, die lateralen Theile des Zahnkörpers (Taf. III Fig. 37. Taf. IV Fig. 45 *Sch-Fr* und *S-F-Fr*); auf ihnen findet dann die Kalkanlagerung statt.

Der angelagerte Kalk zeigt eine parallele Anwachsstreifung und ist überall von Kanälen durchbohrt (Taf. IV Fig. 44 *K*).

Diese Kanäle sind Ausläufer eines vielfach verzweigten Kanalsystems, welches den ganzen Zahn nunmehr durchsetzt.

Zwischen den Scheiben nämlich, welche bis auf jene feine Membran isolirt sind, bleiben röhrenförmige Zwischenräume übrig, welche als ein unregelmäßig verzweigtes Kanalsystem sich zwischen Schuppen und Prismen verbreiten (Taf. III Fig. 41, 42, Taf. IV Fig. 43, 45 *K*). Das Lumen der Kanäle ist im Allgemeinen in der Nähe der Außenflächen des Zahnes größer als in den mittleren Theilen, am größesten in der Nähe der Körperfurche, der proximalen

Körperfläche und der Seitenflächen der Carina. Die feinsten Kanäle umgeben die Prismen der Carina. —

Je weiter man in dem harten Theile des Zahnes gegen das Kauende vorgeht, desto mehr markirt sich auf Schliffen ein weißer durchsichtiger Streif (Taf. IV Fig. 47, Taf. V Fig. 80 *S-Th*), in welchem sich besonders auf dünnen Schliffen eine Streifung in der Richtung der Prismen zeigt. Dort nämlich, wo die Prismen aus dem Kalkgeflecht hervortreten, welches der konkaven Fläche der Schuppen aufliegt, wo sie noch sehr fein sind und dicht gedrängt liegen, wo sich an sie, wie erwähnt, keine Scheiben ansetzen, dort werden sie nach und nach zu einer fast homogenen Masse vereinigt. Diese Masse ist am breitesten (in radialer Richtung), — erstreckt sich gegen die Carina hin am weitesten — im medianen Theil des Körpers; nach den lateralen Enden wird sie schmäler und weniger homogen. Aus dieser Lage und Gestalt ergiebt sich, dass sie das Kauende des Zahnkörpers der Länge nach als ein breites, in der Mitte nach der Carina hin verdicktes, nach der Kauspitze zu stärker werdendes Band durchzieht. Dies Band ist der härteste Theil des Zahnes und bleibt zuletzt als hervorragende Spitze noch übrig, nachdem die umgebenden Theile des Zahnes, beim Kauen bereits abgebröckelt sind (Taf. IV Fig. 47).

Man hat nach Analogie der Säugethierzähne auch bei Seeigelzähnen von Schmelz gesprochen und hat darunter wohl gewöhnlich den Kalk verstanden, welcher von außen her an das Kauende des Zahnes angelagert wird[1]. Diese Benennung erscheint ungerechtfertigt, da sich die Kalkanlagerung weder durch besondere Härte auszeichnet, noch sonst eine specifische Eigenschaft mit dem Schmelz der Säugethierzähne gemein hat. Wohl könnte man mit größerem Rechte das eben erwähnte, die Mitte des Zahnkörpers durchziehende Band, das sich durch seine große Härte und seine fasrige Struktur dem Schmelz der Säugethierzähne viel ähnlicher erweist, mit diesem Namen belegen. Indessen ehe sich nicht wesentlichere genetische und physiologische Ähnlichkeiten finden, scheint es passender, für diesen physiologisch jedenfalls sehr wichtigen Theil der Echinoideenzähne einen eigenen Namen zu gebrauchen und ihn etwa die pars petrosa, den Steintheil des Zahnes zu nennen.

[1] Meyer nennt die Zahnelemente überhaupt Schmelzfasern, und Valentin nennt einmal jene Kalkanlagerung an die distale Körperfläche eine emaillirte Bekleidungssubstanz und sagt ferner, man könne auch die Fasern der äußeren Substanz (Schuppen, s. u.) nöthigenfalls für Schmelzfasern ansehen.

Die bisherigen Ausführungen bezogen sich, unbeschadet ihrer Allgemeingültigkeit für alle regulären Echinoideen, vorzugsweise auf Echinus esculentus und miliaris.

Von diesem Typus zeigen die Zähne der andern Regularia, eine kleine Gruppe ausgenommen, nur geringe, aber durchaus konstante Abweichungen, wie sie durch die auf Tafel V gezeichneten Transversalschliffe zum Theil zum Ausdruck gebracht werden. Eine Gruppe aber — Cidaris. Diadema, Echinothrix — zeigt sich auffallend verschieden. An Stelle einer stark hervorstehenden Längsleiste, der Carina, findet man an den Zähnen dieser Gruppe eine tiefe Längsrinne (Taf. V Fig. 81—83). Der sich aufdrängende Gedanke, die Carina fehle hier wohl gänzlich, erweist sich bei der Analyse der Zähne als unrichtig — sie hat nur eine eigenthümlich modificirte Gestalt angenommen. Während nämlich die medial gelegenen Prismen bei den Zähnen der Andern am längsten auswachsen, bleiben sie hier die kürzesten und bilden den tiefst liegenden Theil der Rinne, während die lateralwärts gelegenen Prismen die größte Länge erreichen und die Seitenflächen der Rinne auskleiden. Die so entstehende Rinne wird dadurch noch vertieft, dass die sehr lang gestreckten Schuppen derartig gewölbt und in einander gelegt sind, dass die Richtung ihres längsten Durchmessers sich etwas proximalwärts wendet. Die Abweichung von dem Bau der Zähne der andern regulären Seeigel ist also nicht so wesentlich, wie es zunächst scheint. Die Carina fehlt nicht, sondern man könnte eher sagen, sie habe sich in zwei seitliche Hälften getheilt, so dass mit Hilfe der lateralen Schuppenenden und der ebenfalls nicht mangelnden Schuppenfortsätze eine tief gefurchte Carina gebildet wird (Taf. V Fig. 81). Auch hier nutzt sich diese gefurchte Carina zuerst ab und der Steintheil des Zahnes, der die nämliche Lage hat wie bei den andern (Taf. V Fig. 81), bleibt als der dauerhafteste Theil zuletzt übrig.

---

b. Clypeastridea.

Die Untersuchung beschränkt sich auf einige Species aus der Familie der Clypeastridae.

Wie sich die Pyramiden der irregulären Seeigel durch ihre flachere und unsymmetrische Form und die schon äußerlich sichtbare lose Zusammenfügung ihrer eigenthümlich verzweigten Kalkmaschen (Taf. V Fig. 67), von denen der Regulären unterscheiden, so zeigen

auch die Zähne selbst sogleich ins Auge fallende Abweichungen: Ihre Länge ist im Verhältnis zur Dicke sehr gering (Taf. V Fig. 68), das Wurzelende ragt nicht aus der Pyramide heraus (Taf. V Fig. 67), ist kurz und nicht umgebogen; die Lateraltheile des Zahnkörpers bilden keine flügelförmigen Fortsätze, sondern ein Transversalschliff hat die Form eines Keils (Taf. V Fig. 69—71).

Wesentlichere Unterschiede und Ähnlichkeiten ergiebt die mikroskopische Untersuchung.

Der Zahn der Clypeastridea besteht aus denselben Elementen wie der der Regularia — aus Schuppen (Taf. IV Fig. 49—58) und Prismen. Nur sind die ähnlich in einander geschichteten (Taf. IV Fig. 53, 56) Schuppen hier flacher gewölbt; sie sind ferner an dem medianwärts gelegenen Stücke des distalen, nach dem Wurzelende sehenden Randes, der auch hier die konvexe Körperfläche bildet, zerfasert (Taf. IV Fig. 55—58 *Sch-Fr*); an dem nicht zerfaserten Stück desselben Randes bilden sich (wie bei den Regulären zu beiden Seiten der hier fehlenden Körperfurche), die Zäpfchen (Taf. IV Fig. 58 *Z*). Jene zerfaserten Schuppentheile, die sich später verästeln, bilden im Verein mit den Zäpfchen ein Gewebe von Kalkmaschen, welches die distale Körperfläche bis gegen ihren lateralen Rand hin überzieht (Taf. V, Fig. 63 *Z* und *Sch-Fr*). Der geringen Länge der Zahnwurzel entspricht eine geringe Zahl der nicht verkitteten Schuppen. Da die Schuppen in der Richtung von ihrem medialen Ende zu ihrem lateralen wenig länger sind, als in der auf dieser senkrecht stehenden Richtung (Taf. IV Fig. 53, 56), so erklärt sich, dass der Körper nicht viel zu beiden Seiten der Carina hervorragt (Taf. V Fig. 69—71).

Eine wesentliche Abweichung vom Bau der Zähne der Regulären zeigt sich in der Entstehung der Prismen. Dort wuchsen sie heraus aus einem Geflecht von Kalkplättchen und Kalkbändern, welches selbständig sich lose auf die konkave Fläche der Schuppen auflagerte; hier erheben sich auf dem medialen Rande der Schuppen, fest (wie die Zapfen) mit denselben verbunden, warzenförmige Fortsätze (Taf. IV Fig. 54—56 *K-B*), welche in einem etwa rechten Winkel mit der konkaven Fläche der Schuppen auswachsen (Taf. IV Fig. 57, 58 *Pr*) und sich etwa in ein und derselben Ebene baumförmig verästeln zu immer feineren Zweigen (Taf. V Fig. 61, 62); die feinsten dieser Zweige wachsen eine Strecke gerade fort und verdicken sich dann zu Kalkstäbchen, die den Prismen der Regulären analog sind (Taf. IV Fig. 59). An der Stelle, wo die

Nadeln dicker werden, beugen sie sich proximalwärts von den Schuppen ab (Taf. V Fig. 63 *Pr*), wodurch, wie auch bei den Regulären, die Carina als erhabene Leiste hervortritt. Die lateralen Enden desselben Schuppenrandes, auf welchem die Prismen entstehen, zertheilen sich in unregelmäßige, sich später verzweigende Fortsätze (Taf. IV Fig. 58 *S-F*), die den Prismen etwa parallel, also auch unter 90° von den Schuppen abgehen. Diese Fortsätze entsprechen den Schuppenfortsätzen der Regulären auch darin, dass sie, länger ausgewachsen, die Lateraltheile der Carina bilden.

Die Form der Prismen ist bei den einzelnen Species ziemlich verschieden. Verästelungen, welche bei den Regularia nur die lateral im Körper gelegenen Prismen zeigten, beobachtet man hier in der ganzen Carina. Bei Laganum Bovanii und depressum sind die Prismen schwächer gekrümmt, als bei Laganum tonganense, wo sie sich in wirren Windungen durcheinander schlängeln. — Ein ganz eigenes Verhalten weisen die Prismen von Clypeaster scutiformis auf. Nachdem die aus den verzweigten Kalkbäumchen entstandenen geraden Nadeln sich zu Prismen verdickt haben, verästeln sich diese Prismen nochmals zu feinen Nadeln, die sich wiederum zu Prismen verdicken u. s. f. (Taf. V Fig. 63). — Dieser Vorgang wiederholt sich bis zu 6 Malen; jedoch nur die ersten beiden Male mit völliger Regelmäßigkeit. Da nun auch bei den Irregulären der Steintheil der Zähne aus der Vereinigung der feinen Nadeln entsteht, die zu den Prismen werden, so bilden sich in den Zähnen von Clypeaster scutiformis in radialer Richtung auf einander folgende weichere und härtere Schichten. Weil sich beim Kauen nun die weichen Schichten schneller abnutzen als die harten, so zeigt sich das Kauende von einer wellenförmigen Fläche begrenzt (auf Radialschliffen von einer sägeförmigen Linie) (Taf. V Fig. 64), deren Wellenthäler die weichere, deren Wellenberge die härtere Substanz abschließen — eine offenbare Analogie zu den schmelzfaltigen Zähnen gewisser Säugethiere, und in derselben Weise physiologisch erhaltungsmäßig: durch den Gebrauch wird der Zahn scharf erhalten.

Außer den eben beschriebenen Prismen hat Clyp. sc. noch anders geformte, die sich an den medialen Stücken der Schuppenränder befinden, an welchen die Prismen entstehen. Die feinen Nadeln nämlich, in welche sich die Kalkbäumchen verzweigen, verdicken sich dort nicht, sondern bekommen zahlreiche dünne Nebenäste, so dass sie das Ansehen von Besen erhalten (Taf. IV Fig. 60).

Die Verbindung der Zahnelemente tritt sehr früh ein und ist eine ganz ähnliche wie bei den Regulären. Eine Kalkanlagerung von außen findet besonders statt an den lateralen Enden des Körpers; bei Clypeaster scutiformis (weniger bei Echinocyamus pusillus) wird auch am Kauende an die proximale Fläche der Carina eine dicke Kalkschicht angelagert, die nicht von Kanälen durchbohrt wird und statt einer zum Rande parallelen Anwachsstreifung eine fasrige Streifung in radialer Richtung zeigt (Taf. V Fig. 64 *K-A*).

Die innere Verkittung durch Kalkscheiben findet auch hier statt zwischen den Schuppen, Schuppenfortsätzen und den dickern Theilen der Prismem (Taf. V Fig. 63 *S*).

Das Material, aus welchem der Seeigelzahn, wie auch das ganze Skelett der Echinodermen, aufgebaut ist, ist Calciumcarbonat oder vielmehr eine eigenthümliche Mischung desselben mit organischer Substanz.

Wenn der Zustand, in welchem sich das Calciumcarbonat in den Zähnen befindet, derselbe ist, wie in den Stacheln der Seeigel, so ist er nach den Untersuchungen von G. Rose[1] Arragonit.

Befreit man einzelne Schuppen und Prismen durch Kalilösung von allen äußerlich anhängenden organischen Theilen und behandelt sie dann mit einer ganz schwachen Säure (Chromsäure, Essig, Holzessig), so bleibt nach Auflösung des Kalkes jedesmal ein sehr dünnes Häutchen zurück. Dies Häutchen, das keinerlei bestimmte Struktur zeigt, besteht vielleicht aus einer ähnlichen Masse wie das Conchyolin der Chonchylienschalen.

Nicht in allen Theilen des Zahnes ist die organische Substanz mit der unorganischen in gleichem Verhältnis gemischt. Behandelt man einen dünnen Transversalschliff mit einer Säure, so sieht man die Prismen und Schuppen geringeren — stärkern, länger dauernden den Steintheil leisten. Die erstern werden fast ganz aufgelöst, von dem Steintheil bleibt mehr zurück. Nicht merklich von der Säure angegriffen wird der Inhalt der Kanäle.

Der Steintheil scheint also wohl seine große Härte und Widerstandskraft beim Kauen einer stärkern Beimischung der organischen

[1] Gustav Rose: Die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde Zweite Abtheilung II.

Substanz zu verdanken, die vielleicht eine ähnliche Zähigkeit und Elasticität besitzt wie das Chitin.

Wenn man einen Zahn von Podophora atrata[1] vorsichtig in Chromsäure entkalkt, so ist das übrigbleibende organische Gerüst noch solid genug, um es in Transparentseife zu schneiden, mit Hämatoxylin oder Karmin zu färben und in Kanadabalsam einzuschließen. Auch an diesen Schnitten sieht man, dass der an organischer Substanz reichste Theil der Steintheil ist.

Methoden der Untersuchung.

1) Zergliederung des Wurzelendes, so weit seine Elemente noch nicht verbunden sind. Das Zahnstück wird in verdünnter Kalilauge erhitzt; die Theile bleiben in ihrer Lage, so lange die Lösung nicht zu sehr siedet. Das so von allen anhängenden organischen Theilen befreite Zahnstück wird durch heißes aqu. dest. und Alk. abs. in Nelkenöl übertragen. Die Präparation geschieht bei circa 25facher Vergrößerung mit zugespitzten Schweinsborsten.

2) Anfertigung von Dünnschliffen durch die harten Theile des Zahnes. Wenn es geeignet erscheint, entfernt man zuvor die anhängenden organischen Theile durch Kochen in Kalilauge, wäscht das Kali sorgfältig durch mehrmaliges Kochen in aqu. dest. aus und siedet zuletzt in Alk. abs. Dann wird der Zahn, der nicht vorher zu trocknen braucht, mit möglichst heißem, jedoch nicht brennendem Schellack umgeben, so dass man einen Cylinder von etwa 10 mm Durchmesser erhält, in dessen Mitte der Zahn fest eingebettet liegt. Nun zersägt man mit einer stets nass zu haltenden Laubsäge den Cylinder in eine Serie von möglichst dünnen Scheiben. Das Absplittern der Scheiben wird man vermeiden, wenn man die Säge schwach gegen den Cylinder drückt, so dass sie ihre konvexe Seite der abzusägenden Scheibe zuwendet. Die eine Seite der Scheiben schleift man mit dem Finger in Wasser auf einem gröberen Stein zunächst glatt ab und polirt sie dann auf einem lithographischen Schiefer, ebenfalls im Wasser so lange, bis eine etwa 50fache Vergrößerung keine Risse mehr zeigt. Die polirte Fläche muss eine vollkommene Ebene sein. Beim Schleifen sind schnelle Bewegungen ohne Schaden, starkes Aufdrücken ist zu vermeiden. Man erhitzt hierauf einen Objektträger, bestreicht ihn in der Mitte schwach mit Schellack und setzt den Halbschliff mit der polirten Fläche da herauf. Ist der ganze aufgetragene Schellack flüssig geworden (Blasen sind möglichst zu vermeiden), so drückt man den Schliff mit einer heißen Nadel gegen die Glasfläche. Man hat darauf zu achten, dass Glas und Schliff sich fest an einander legen und dass vor Allem zwischen ihnen keine Luft bleibt, deren Anwesenheit man sofort bemerkt, wenn man von der freien Seite des Objektträgers, an der Stelle, wo der Schliff aufsitzt, Licht in sein Auge reflektiren

[1] Das Zahn-Skelett dieses Thieres scheint überhaupt einen stärkeren Gehalt an organischer Substanz zu haben; und auch die Schale dieses Thieres wird ihre große Festigkeit diesem Umstande verdanken.

lässt. Nun schleift man die andere Seite des Halbschliffes auf einem gröberen Steine ab, bis die gewünschte Durchsichtigkeit erreicht ist (der Schellack muss, gegen das Licht gehalten, ganz blass erscheinen), und polirt am besten, indem man nassen Schleifschlick mit der Fingerbeere verreibt. Einschluss in Kanadabalsam.

Es ist dies die Methode des Schleifens, bei der man am schnellsten zu Schliffen gelangt, bei der die wenigsten Schliffe verloren gehen und bei der auch wohl die dünnsten Schliffe zu erreichen sind. Andererseits ist aber die gelbe Farbe des Schellacks oft störend, besonders wenn die Schliffe nicht sehr dünn sind und ein Dünnschliff, bloss in Kanadabalsam eingeschlossen, ist jedenfalls ein eleganteres Präparat:

Man kocht den Halbschliff so lange in absolutem Alkohol, bis aller Schellack entfernt ist und lässt ihn völlig trocken werden. Dann lässt man auf einem erwärmten Objektträger ein kleines Krümchen harten Kanadabalsam zergehen und drückt den Halbschliff hinein, mit der polirten Fläche gegen das Glas. Durch fortgesetztes leichtes Erwärmen (der Kanadabalsam muss nie schäumen) bekommt der Kanadabalsam nach und nach die geeignete Härte. Es kommt viel darauf an, die richtige Härte genau zu treffen, denn sowohl wenn das Harz zu weich bleibt, als wenn es zu hart wird, schleift man den Schliff vom Glase weg; wenn nach völliger Abkühlung sich von selbst keine Risse zeigen, bei ganz geringem Druck mit einer Nadel aber sofort kleine Spalten auftreten, kann man aufhören zu erwärmen. Indessen ist der Kanadabalsam oft im Innern noch zu weich, während er an der Oberfläche bereits genügend erhärtet ist; man hat daher möglichst wenig davon aufzutragen. Einem andern Missstande, dass nämlich der Kanadabalsam die Schleifsteine verschmiert, kann man durch häufiges Abbürsten mit Seife begegnen. Der größte Übelstand beim Schleifen in Kanadabalsam ist jedenfalls der, dass sehr viele Schliffe verloren gehen und man nur selten zugleich vollständige und dünne Schliffe erhält[1].

Schliffe auf Kalkgebilden, welche von Kanälen durchzogen sind, gewinnen an Deutlichkeit und Schönheit durch Imprägnation mit Fuchsin[2]. Nachdem man den Halbschliff von Schellack befreit hat, bringt man ihn in eine schwache alkoholische Fuchsinlösung, worin er wenigstens 24 Stunden bleibt. In dieser Zeit hat er sich mit der Lösung oberflächlich durchtränkt. Man bringt ihn dann in aqu. dest., das man einige Mal erneut. Dadurch wird in den Kanälen des Schliffes das Fuchsin niedergeschlagen. Um die an der polirten Fläche hängenden Fuchsinkrümel zu entfernen, führt man den Halbschliff auf dem Polirschiefer ein, zwei Mal leise hin und her, lässt ihn trocknen und schleift ihn dünn, entweder in Schellack oder Kanadabalsam.

Die eben beschriebene Methode des Schleifens und Tingirens ist mit geringen Modifikationen auch anwendbar auf andere Theile des Seeigelskelettes, auf Rhizopoden- und Conchylienschalen und überhaupt wohl auf alle Kalkgebilde organischen Ursprungs.

---

[1] C. Schwager giebt in dem Handbuch der Paläontologie, herausgeg. von Karl A. Zittel, Bd. I, Liefr. I pag. 73, eine Methode für das Dünnschleifen von Rhizopodenschalen, bei der der Kanadabalsam nach meiner Erfahrung eine zu starke Verwendung findet.

[2] Karl Möbius, Der Bau d. Eozoon canadense, pag. 178. Paläontographica, Bd. XXV. 1878.

3) Dünnschliffe durch das nicht verkittete Wurzelende des Zahnes. Nachdem das Zahnstück in der unter 1 angegebenen Weise von allen organischen Theilen befreit und in Alk. abs. gekocht ist, bringt man es noch feucht in Schellack, welchen man auf einem Stückchen steifen Papiers über einem Objektträger hat schmelzen lassen. Man bedeckt den Zahn nun noch mit etwas Schellack und kocht so lange, bis das Zahnstück sich vollständig mit Schellack durchdrungen hat, lässt erkalten, entfernt das Papier mit heißem Wasser und umgiebt den Zahn mit Schellack. Man verfährt weiter, wie unter 2 angegeben. Hat man nun die Schliffe einerseits polirt, so lässt man sie sorgfältig austrocknen, trägt dann ein wenig Nelkenöl auf die polirte Fläche, verwischt dasselbe mit einem Pinsel und drückt den Schliff gegen einen vorher mit Alkohol gereinigten Objektträger. Es ist hierbei nicht zu fürchten, dass Luftblasen sich zwischen Glas und Schliff drängen, wohl aber erscheinen dort Wasserblasen, manchmal erst nach einiger Zeit, wenn der Schliff nicht gehörig ausgetrocknet war. Dadurch, dass das Nelkenöl den Schellack oberflächlich löst, dann in kurzer Zeit wieder verdampft, wird der Schliff fest mit dem Glase verbunden[1].

Man schließt in Kanadabalsam ein, was ohne Gefahr für die Lage der Schlifftheile ist, da der Schellack sich in Chloroform nicht löst.

Das Schleifen in Kanadabalsam ist bei dem Wurzelende der Zähne und sonst etwa vorkommenden Kalkgebilden, die aus unzusammenhängenden Elementen bestehen, nicht anzuwenden.

Geschichtliches.

1) Am Ende von H. Meyer's Aufsatz über die Laterne des Aristoteles findet sich folgende Bemerkung: »In histologischer Beziehung wird der Zahn aus Schmelzfasern gebildet, welche in drei Ordnungen gelagert sind. Je eine Ordnung entspricht einem Seitentheile der peripherischen Platte« (Lateraltheile des Zahnkörpers) »und die dritte der innern radialen Platte« (Carina) »des Zahnes. Die Fasern der drei Ordnungen unter sich parallel, konvergiren nach unten (gegen die Spitze der Laterne) und treffen in der Linie zusammen, in welcher die peripherische Platte sich mit der radialen vereinigt« (Medianlinie).

Diese Beschreibung entspricht der thatsächlichen Anordnung der Bestandtheile des Zahnes. Die Verwechslung der Schuppen mit Fasern erklärt sich daraus, dass Schliffe in den meisten Fällen

---

[1] Ich verdanke diese sehr brauchbare Verbesserung der Schleifmethode meinem Freunde stud. med. A. Wiebe, der sie fand, während er sich im hiesigen zool. Inst. mit der Untersuchung von Seeigelstacheln beschäftigte.

(Radial- und Transversalschliffe immer) die Schuppen etwa senkrecht zu ihrer Fläche treffen.

2) Außer dieser kurzen Notiz findet sich Ausführlicheres über den Gegenstand der Abhandlung in der angeführten Monographie von G. Valentin pag. 69.

Das Wesentliche davon ist Folgendes:

Das Wurzelende (plume dentaire) wird als aus in einander geschobenen Schuppen (plaques arquées) bestehend, richtig erkannt. Die Entstehung der Carina wird dadurch erklärt, dass die Schuppen selbst sich in einem Bogen gegen die Mitte der Innenfläche erheben (s'élèvent en arc vers le milieu de la face interne), was mit obiger Darstellung nicht übereinstimmt.

Die Ausführungen über die zwischen den Schuppen befindliche sekundäre Kalkablagerung, über deren Beziehung zu den Prismen, über die Anfänge der Prismen sind nicht recht klar. Es wird von einem tissu fibreux gesprochen, einer Zwischenlamelle angehörig, das einen grobfasrigen Bruch zeigt und dem auch die den Schuppen zukommende Tendenz, in rhomboidische Formen zu zerspringen, zugeschrieben wird. Dass dieses Gewebe in Beziehung steht zu den »Fasern der innern Substanz« (Prismen), wird erkannt.

Obwohl nun Valentin die Zahnfeder als aus Schuppen bestehend beschreibt und behauptet, der Bau des harten Endes müsse dem des weichen analog sein (p. 67), so spricht er doch bei der Schilderung des Kauendes nur immer von Fasern. Außerdem erwähnt er irrthümlich auch das Vorkommen jener réseaux calcaires, aus welchen die übrigen Skeletttheile der Echinoideen bestehen; dieselben sollen auf Transversalschliffen sichtbar sein — wohl eine Verwechslung mit den querdurchschnittenen Prismen, die am Grunde der Carina in der That jenen Kalknetzen ähnlich sind.

Jene Fasern nun, aus welchen das Kauende bestehen soll, werden an Radialschliffen beschrieben:

Am distalen Rande sieht man die »emaillirte Substanz« unterbrochen von einer Menge von doppelten Linien in Gestalt von Fasern (die äußere Kalkanlagerung, von Kanälen durchbohrt). Dann folgen die äußeren schrägen Fasern (die querdurchschnittenen Schuppen) und hierauf die eigentlichen inneren Zahnfasern (Prismen). So soll nach Valentin der harte Theil des Zahnes aus zwei fasrigen Substanzen bestehen, einer äußern und einer innern, und ferner aus einer bekleidenden Substanz: zwischen beiden fasrigen Substanzen eine helle Linie (Steintheil).

»Die Fasern der äußern Zahnsubstanz sind durch eine einfache aber harte Zwischensubstanz verbunden« — vielleicht sind die beobachteten Schliffe zu dick gewesen, um die Kanäle zu erkennen, welche die Scheiben zwischen den Schuppen umgeben. Dieses Kanalsystem zwischen den Scheiben hat VALENTIN an den Fasern der innern Substanz (Prismen) bemerkt und beschreibt es als gebrochene, unregelmäßige Linien, welche pflanzenzellenähnliche Netze bilden und die einer dünnen über den Zahnfasern ausgebreiteten Kalklamelle angehören sollen.

3) Endlich giebt W. WALDEYER[1] eine kurze Beschreibung der Seeigelzähne, die die oben erwähnte von H. MEYER in so fern korrigirt, als neben Kalkprismen auch Kalkplättchen erwähnt werden, und die besonders darin einen Fortschritt gegen die ältere Beschreibung zeigt, dass sie einen Theil des oben geschilderten Netzwerkes anastomosirender Kanälchen erwähnt, nämlich den, welcher sich zwischen den Prismen der peripherischen Platte (Zahnkörpers befindet.

LEUCKART[2] giebt in dem Bericht über diese Abhandlung WALDEYER's an, der Zahn der Echinen sei eingehüllt und werde gebildet von einer »zellenreichen Matrix«, von der übrigens WALDEYER nichts erwähnt. Wie unten bemerkt (pag. 100) habe ich in der den Zahn einhüllenden Membran keine Zellgrenzen bemerken können. Wenn LEUCKART hier also von einer zellenreichen Membran spricht, so hat er diese Zellgrenzen entweder an frischen Thieren beobachtet, die ich hier nicht habe untersuchen können, oder er hält es für erlaubt, auch da von Zellen zu sprechen, wo in einer Membran keine Zellengrenzen sondern nur zellkernähnliche Gebilde zu sehen sind.

Schlussbemerkungen.

Es ist schon öfter darauf hingewiesen worden, dass die tiefe Stellung, welche man den Echinodermen gewöhnlich in der Reihe der Thiere anweist, berechtigt erscheine nur in Hinsicht auf die unvollkommene Ausbildung ihrer Sinnes- und psychischen Thätigkeiten, dass hingegen der sehr komplicirte Bau anderer Organe und

[1] In S. STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871. p. 343.

[2] LEUCKART, Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niedern Thiere während der Jahre 1870 und 1871. — 1874. pag. 129.

ganz besonders ihres Skeletts eine höhere Stellung im System erfordere[1].

Die Einsicht in den Bau der Echinoideenzähne könnte diese Forderung stützen. Ob indess gerade die Komplicirtheit und mannigfaltige Entwicklung der Kalkausscheidungen der Echinodermen berechtigen, sie zu den »höheren Thieren« zu zählen, scheint zweifelhaft, wenn man bedenkt, dass das Kalkskelett der im Thierreiche zu unterst gestellten Organismen, der Rhizopoden, einen recht verwickelten Bau aufweist.

Dass der am wenigsten dauerhafte, am leichtesten zerreibliche Theil des Zahnes, die Carina, am weitesten in die Buccalhöhle hervorragt, mit der zum größten Theil aus Kalk bestehenden, also harten Nahrung folglich zuerst in Berührung kommt, befremdet wohl zunächst. Indess die wenig ausgiebigen Verschiebungen der Zähne gegen einander, worin die Kaubewegungen der Echinoidea bestehen, werden wohl kaum geeignet sein, die Nahrung zu zermalmen, sondern durch diese Bewegungen wird das zu zerkleinernde Nahrungsstück in dem Raume, welchen die fünf einspringenden Winkel an den Kauspitzen bilden (Taf. IV Fig. 48), hin- und hergeschoben; hierbei wirkt die Carina wie eine Feile und die absplitternden Prismen, deren Richtung übrigens dem zu leistenden Dienste entspricht, zerschaben das Nahrungsstück nach und nach.

Die Fragen nach der Entstehung und Entwicklung, nach den histiologischen Vorgängen beim Wachsthum etc. könnten nur beantwortet werden durch die Untersuchung von lebenden Individuen, die mir nicht zu Gebote standen. Was sich vielleicht so noch darüber sagen lässt, wäre Folgendes: Der Zahn steckt in einer eng anliegenden, sackförmigen Membran, die eine Einstülpung einer Schicht der Buccalmembran zu sein scheint. In dieser Membran sind Zellgrenzen nicht zu unterscheiden, wohl aber zellkernähnliche Gebilde, die besonders am Wurzelende sehr zahlreich sind und sich mit Karmin und Fuchsin tingiren. Von dieser umhüllenden Membran gehen Fortsetzungen aus durch den ganzen Zahn hindurch, die alle Kalktheile umgeben. Dass der Zahn in der That ganz von lebender Sarkode durchdrungen ist, beweist einfach der Umstand, dass fortwährend bis gegen das Kauende hin eine Kalkausscheidung im In-

[1] E. Haeckel, Z. f. w. Z. Bd. 30 (Suppl.) pag. 437.

nern stattfindet. Außerdem sieht man in den größeren Lücken zwischen den Kalkscheiben, welche sich zwischen Prismen und Schuppen ablagern, Körper, die Zellkernen sehr ähnlich sehen und sich mit Fuchsin schön gleichmäßig färben. Man könnte sich also die Entstehung des Zahnes vielleicht so denken: Die Epidermis des Thieres wuchert nach innen aus, die Ablagerung der Schuppen beginnt, die Zwischenräume zwischen den einzelnen Kalktheilen bleiben ausgefüllt von lebender Sarkode, die endlich ein zusammenhängendes Fächerwerk bildet, in dessen Lücken die Skeletttheile liegen[1]. Mit der Bildung der Scheiben beginnt auch dies mehr und mehr zu schwinden: indem die Sarkode die Scheiben in sich ablagert, verdrängt sie sich selber nach und nach; der Rest ist einmal jene feine, die Scheiben verbindende und das Kanalwerk ausfüllende Masse und dann jene in den größern Lücken zwischen den Scheiben befindlichen zellkernähnlichen Körper, die vielleicht gerade als Kerne der Verkalkung den längsten Widerstand entgegensetzen. Da Schuppen und Prismen sowohl an Länge als an Dicke zunehmen, betheiligt sich an der Bildung derselben sowohl die den Zahn umhüllende Membran, als die im Zahne befindliche Sarkode. Die äußere Kalkanlagerung geht, wie auch die Anwachsstreifung zeigt, von der einhüllenden Membran aus, die aber durch die Kanäle, welche den angelagerten Kalk durchziehen, immer in Verbindung bleibt mit der Sarkode zwischen den Zahntheilen.

Die Form der Skeletttheile des Zahnes und besonders der Schuppen ist in den verschiedenen Gattungen, und, so weit die Untersuchung reicht, auch in den einzelnen Species, eine ganz eigenthümliche und durchaus konstante. Sie dürfte also wohl systematisch zu verwerthen sein. Die Form der Theile bedingt die Konturen des ganzen Zahnes in so hohem Grade, dass aus einer einfachen Umrisszeichnung eines Transversalschliffes vielleicht die Species, sicher aber die Gattung zu bestimmen ist (Taf. V Fig. 69 bis 83). —

Zum Schlusse fühle ich die Verpflichtung, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof K. Möbius, für die Unterstützung und An-

[1] Zwischen den Schuppen schien die Sarkode nicht in einer zusammenhängenden Membran zu bestehen, sondern aus einem unterbrochenen netzförmigen Gewebe, in dem viele Kerne wahrzunehmen waren.

leitung, die er mir bei der vorstehenden Arbeit in liebenswürdigster Weise fortwährend hat angedeihen lassen, öffentlich meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Kiel, im Juni, 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

a	Ansatzpunkt,
A-C	Achsencylinder,
b	mediales Ende der Schuppen,
c	laterales Ende der Schuppen,
C	Carina,
C-Pr	Carinalprismen,
C-S-F	Carinalstück der Schuppenfortsätze,
D-F	distale Körperfläche,
K	Kanäle,
K-A	Kalkanlagerung,
K-B	Kalkbäumchen,
K-E	Kauende des Zahnes,
K-F	Körperfurche,
K-S-F	Körperstück der Schuppenfortsätze,
L-C	Laterale Flächen der Carina,
L-K	Lateraltheil des Zahnkörpers,
L-Pr	Laterale Prismen,
M-K	Medialtheil des Zahnkörpers,
M-L	Medianlinie,
P	Pyramide,
P-C	Proximale Fläche der Carina,
P-F	Proximale Körperfläche,
Pr	Prismen,
S	Scheiben,
Sch	Schuppen,
Sch-Fr	Schuppenfransen,
S-F	Schuppenfortsatz,
S-F-Fr	Fransen der Schuppenfortsätze,
S-K	Sekundäre Kalkablagerung,
S-Th	Steintheil,
W-E	Wurzelende der Zähne,
W-S	Wärzchen, die zu Scheiben werden,

W-Z Wärzchen, die zu Zapfen werden,
Z Zapfen,
Z-K Zahnkörper,
Z-S Zwischenschicht.

Tafel II.

Fig. 1. Halbe Pyramide mit Zahn, von der Seite.
Fig. 2. Schematischer Transversalschliff durch Pyramide mit Zahn eines Echiniden.
Fig. 3—14. Entwicklung der Schuppen von Echinus miliaris von Anfang bis zum Beginne der Verkittung, d. h. etwa bis zur 410. Schuppe.
Fig. 3 und 13. Halbschematisch.
Fig. 14. Man sieht auf den proximalen Längsrand der Schuppe.

	Nummer der Schuppe.	Ausdehnung in mm.
Fig. 4.	10	$bc = 0{,}015$
	18	$ab = 0{,}019$, $bc = 0{,}025$
Fig. 5.	50	$ab = 0{,}087$, $bc = 0{,}055$
Fig. 6.	94	$ab = 0{,}17$, $bc = 0{,}20$
Fig. 7.	160	$ab = 0{,}23$, $bc = 0{,}28$
Fig. 8.	180	$ab = 0{,}25$ [1], $bc = 0{,}32$
Fig. 9.	220	$ab = 0{,}25$, $bc = 0{,}35$
Fig. 10.	280	$ab = 0{,}25$, $bc = 0{,}44$
Fig. 11.	310	$ab = 0{,}25$, $bc = 0{,}56$
Fig. 12.	360	$ab = 0{,}25$, $bc = 0{,}65$
Fig. 14.	410	$ab = 0{,}25$, $bc = 0{,}78$.

Fig. 15—18. Entwicklung der Schuppen von Echinus esculentus (100.—850. Schuppe). Vergr. Fig. 15 — 170, Fig. 16 — 85, Fig. 18 — 170.
Fig. 19—21. Entwicklung des Schuppenfortsatzes von Ech. escul. (der 1220. und 1320. Schuppe). Fig. 21 zeigt den Fortsatz von Fig. 19, von der Fläche gesehen.

Tafel III.

Echinus esculentus.

Fig. 22 u. 23. Carinalprismen (von der 1300. und 1600. Schuppe).
Fig. 24 u. 25. Zapfenwärzchen auf dem Saume des distalen Längsrandes der Schuppen (der 1480. u 1590. Schuppe).

[1] Ändert sich weiter nicht.

Fig. 26. Stücke von Carinalprismen mit anhaftenden Scheiben.
Fig. 27. Gruppe losgelöster Scheiben.
Fig. 28—30. Schuppenfortsätze der 1460. und 1620. Schuppe. (Fig. 30 giebt die Seitenansicht des Carinalstückes von Fig. 29).
Fig. 31. Laterale Prismen (von der 1440. Schuppe).
Fig. 32. Transversalschliff durch eine Gruppe noch nicht verbundener Carinalprismen.
Fig. 33. Erster Transversalschliff. Vergr. 140.
Fig. 34. Transversalschliff durch eine Schuppe.
Fig. 35. Zweiter Transversalschliff. Vergr. 60.
Fig. 36. Aus demselben: Schuppenenden mit Zapfen.
Fig. 37—40. Aus Transversalschliff III.
Fig. 37. Lateraler Körpertheil. Vergr. 150.
Fig. 38. Proximales Ende der Carina. Vergr. 75.
Fig. 39. Umgebung der Körperfurche. Vergr. 260.
Fig. 40. Medial gelegener Theil der Zapfengegend. Vergr. 260.
Fig. 41—42. Aus Transversalschliff IV.
Fig. 41. Kanäle zwischen den Carinalprismen.
Fig. 42. Transversalschliff durch eine Gruppe verbundener Carinalprismen. Vergr. 600.

Tafel IV.

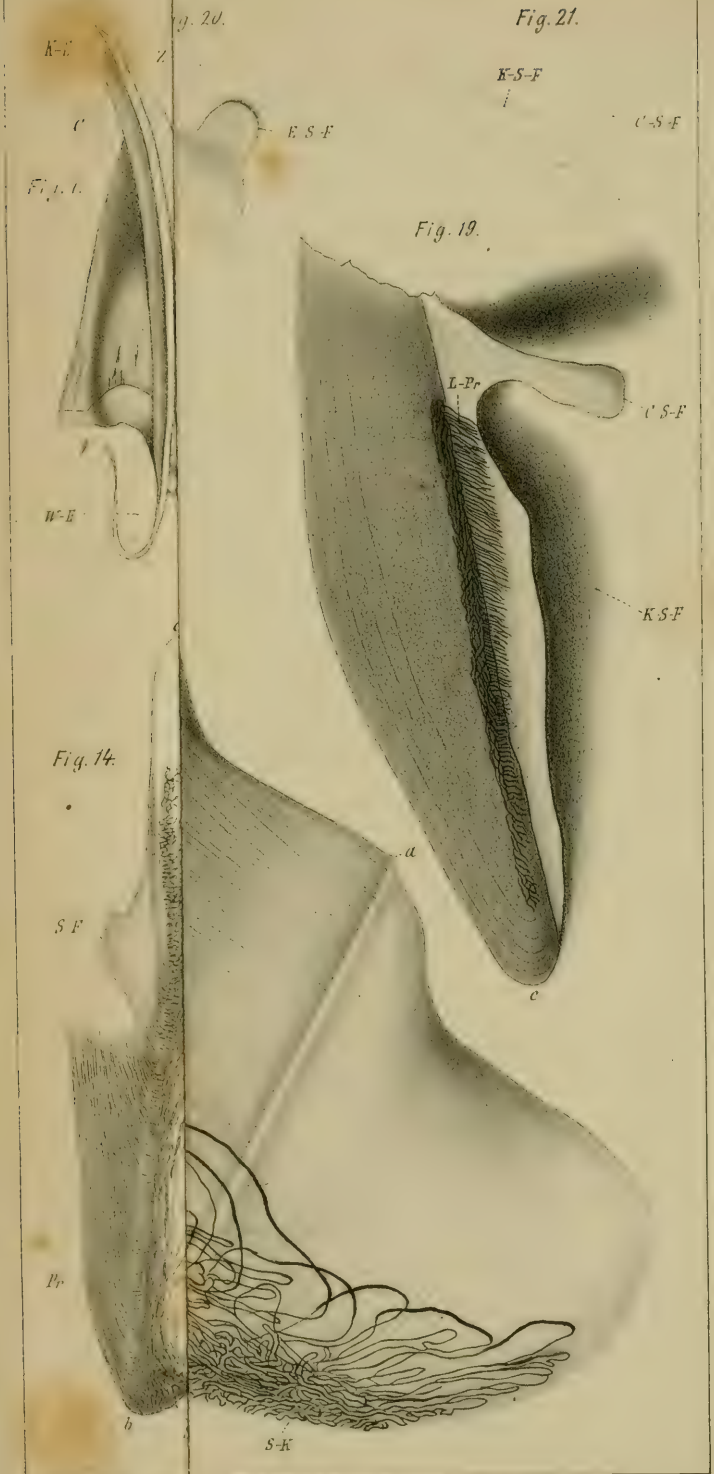
Fig. 43—46. Echinus esculentus.
Fig. 49—60. Clypeaster scutiformis.

Fig. 43—45. Aus Transversalschliff IV.
Fig. 43. Proximaler Theil der Carina. Vergr. 100.
Fig. 44. Umgebung der Körperfurche. Vergr. 150.
Fig. 45. Laterales Körperstück. Vergr. 150.
Fig. 46. Radialschliff aus dem Wurzelende.
Fig. 47. Radialschliff durch die Kauspitze eines Zahnes von Echinus miliaris. Vergr. 45.
Fig. 48. Schematisch. Ein Rhizopod in dem Raume, den die einspringenden Winkel an den Kauenden der Zähne bilden.
Fig. 49—58. Entwicklung der Schuppen von Clyp. scutif.; von der Wurzelspitze bis zur circa 100. Schuppe. Fig. 49 Vergr. 280. Fig. 50 Vergr. 400. Fig. 51 Vergr. 130. Fig. 52 Vergr. 66. Fig. 53 Vergr. 66. Fig. 54 Vergr. 100. Fig. 55 Vergr. 60. Fig. 56 Vergr. 60. Fig. 57 Vergr. 60. Fig. 58 Vergr. 60.
Fig. 59—60. Einzelne Kalkbäumchen mit Prismen. Vergr. 280.

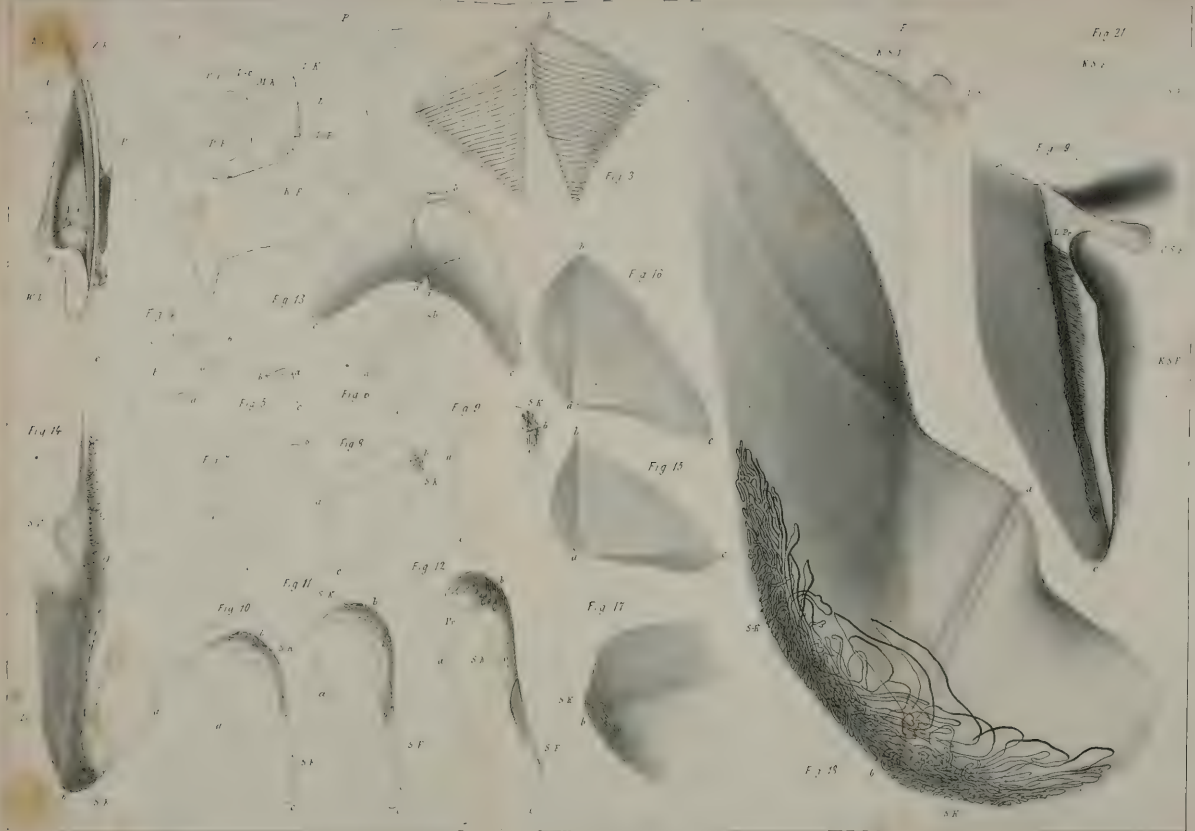
Tafel V.

Fig. 61—64. Clypiformis scutcaster.

Fig. 61. Schuppenrand mit Kalkbäumchen. Vergr. 180.
Fig. 62. Ein Theil desselben vergrößert. Vergr. 450.
Fig. 63. Radialschliff aus dem Wurzelende. Vergr. 200.
Fig. 64. Radialschliff durch das Kauende. Vergr. 40.
Fig. 65. Kalknetz aus einem Stachel von Heterocentrotus.



Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

Fig. 42.

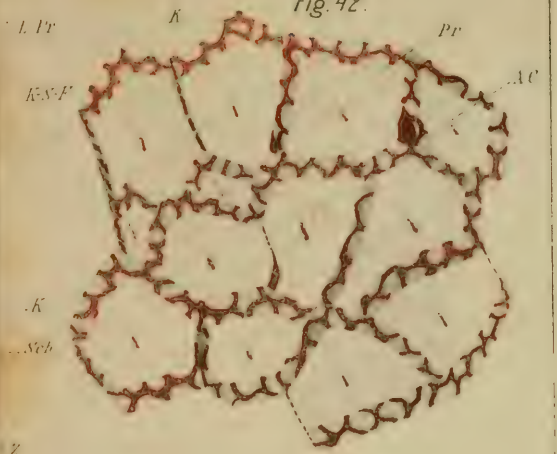


Fig. 38

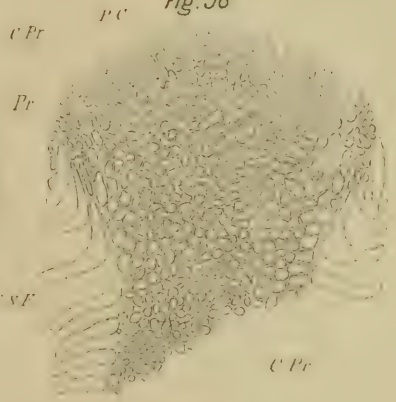
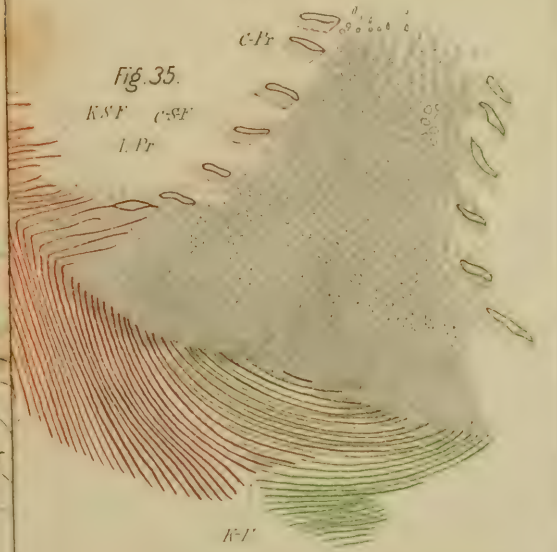


Fig. 35.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

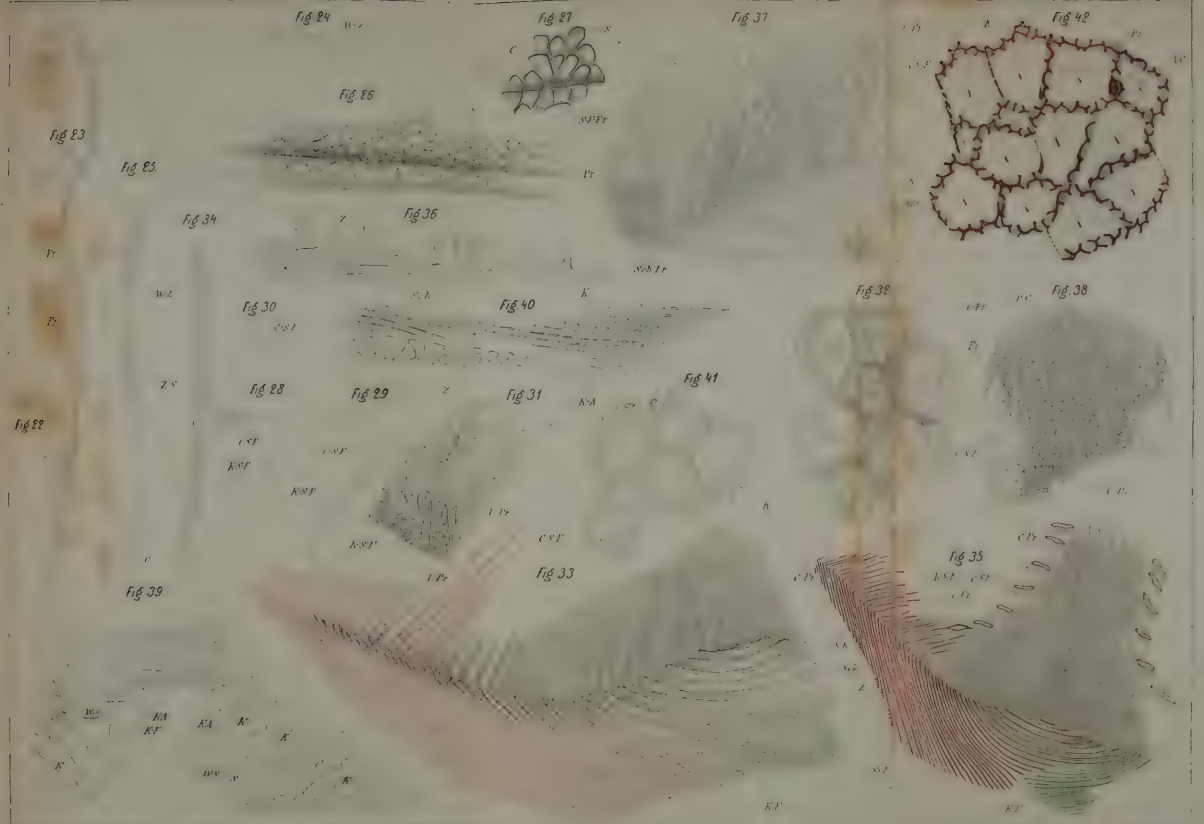


Fig 24

Fig 27

Fig 37

Fig 42

Fig 26

Fig 23

Fig 25.

Fig 34

Fig 36

Fig 30

Fig 40

Fig 32

Fig 38

Fig 28

Fig 29

Fig 31

Fig 41

Fig 22

Fig 33

Fig 35

Fig 39

Wilh. Engelmann Lith.

Fig. 51.

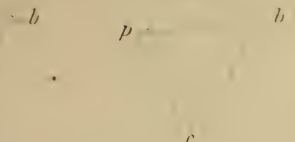


Fig. 53.

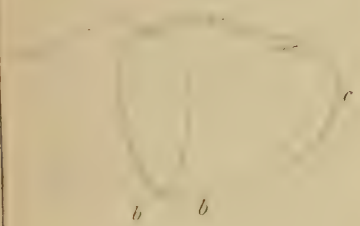


Fig. 55.

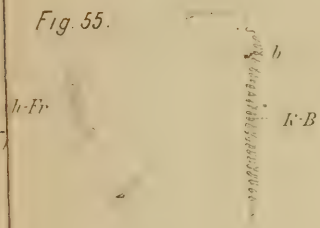


Fig. 56.

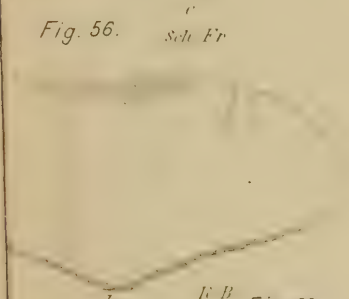


Fig. 58.

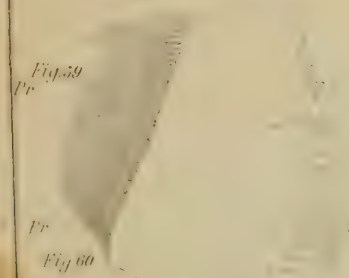


Fig. 59.

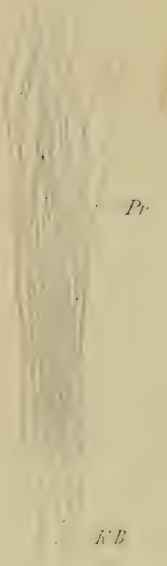
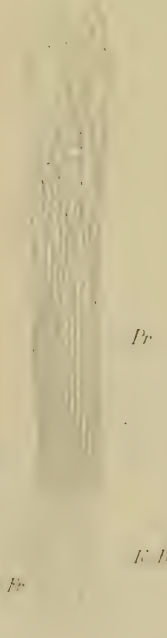


Fig. 60.



Litn. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

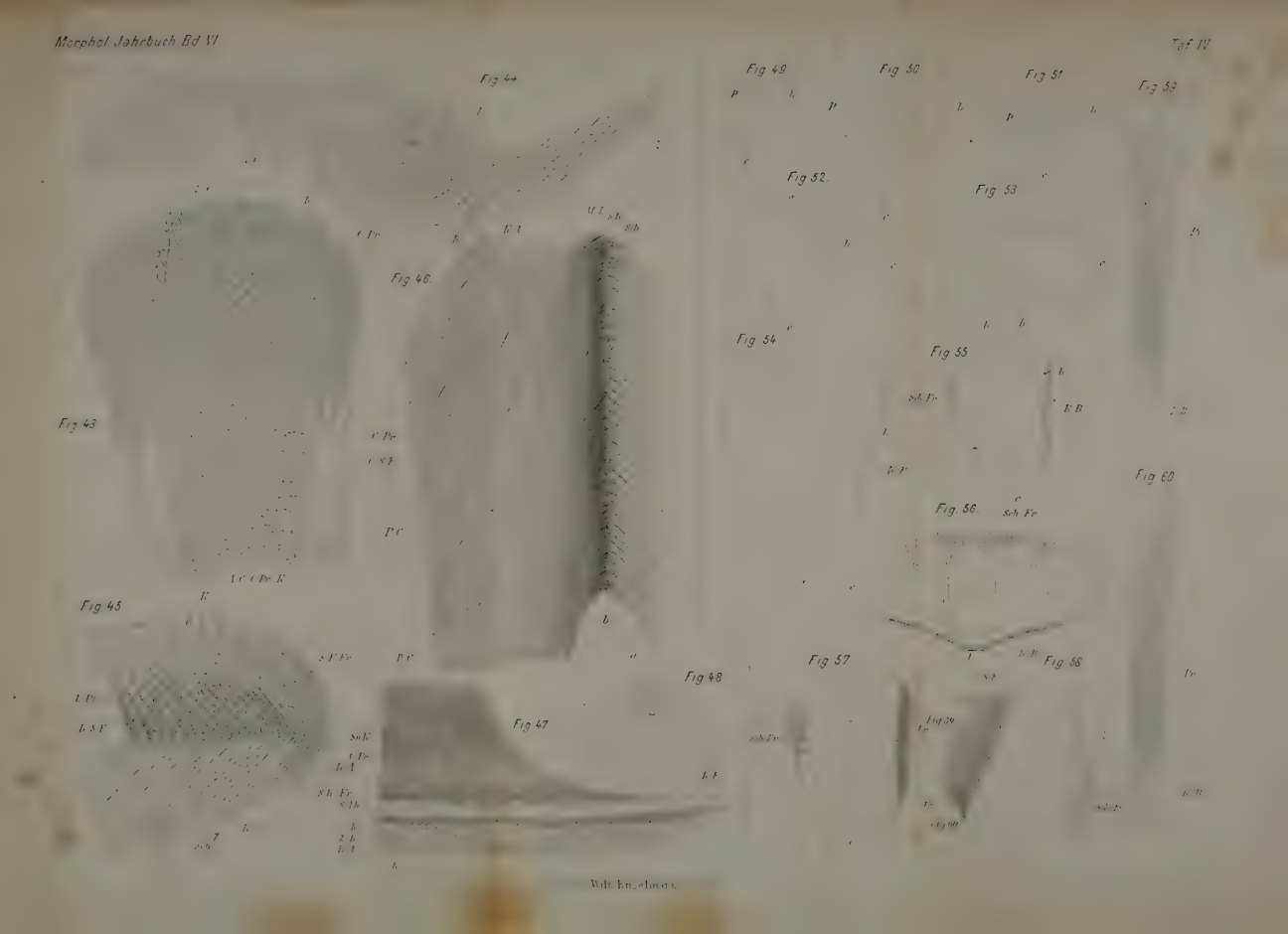


Fig 44
Fig 46.
Fig 43
Fig 45
Fig 47
Fig 48
Fig 49
Fig 50
Fig 51
Fig 52.
Fig 53
Fig 54
Fig 55
Fig 56.
Fig 57
Fig 58
Fig 60

Taf. V.

Fig. 81.

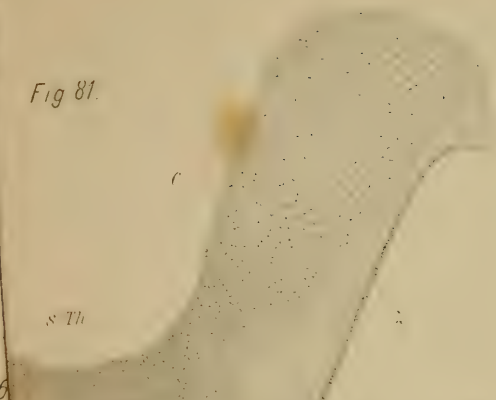


Fig. 6

Fig. 82.

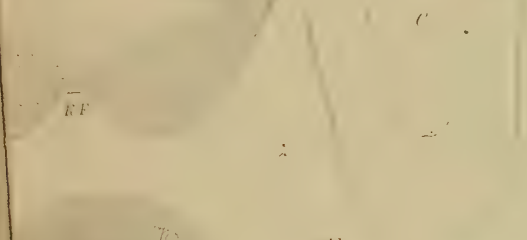


Fig. 83.

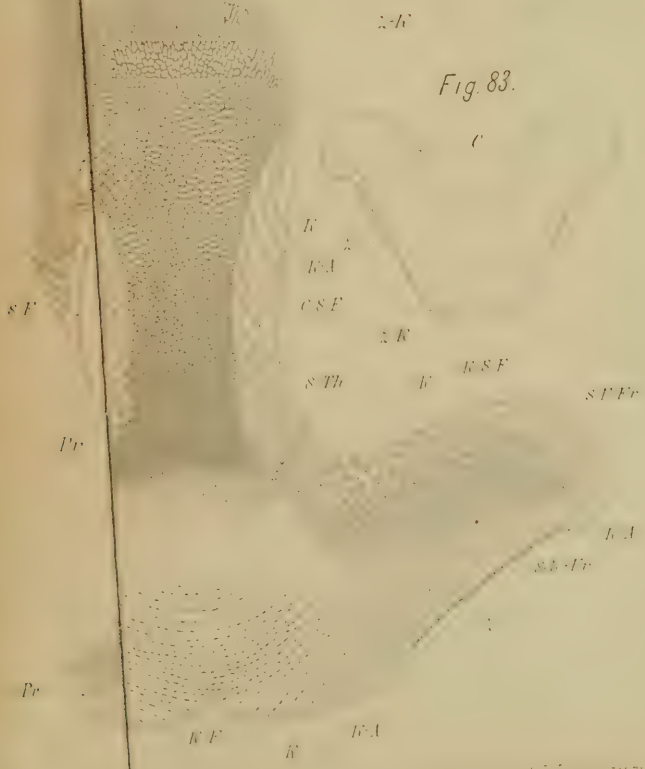


Fig 62
Fig 64
Fig 72
Fig 81
Fig 65
Fig 67
Fig 61
Fig 63
Fig 69
Fig 73
Fig 70
Fig 76
Fig 74
Fig 82
Fig 68
Fig 77
Fig 80
Fig 83
Fig 71
Fig 75
Fig 79
Fig 66
Fig 78

Fig. 66. Stück eines Schliffes aus einer Zahnpyramide von Echinus esculentus.
Fig. 67. Laganum tonganense. Pyramide mit Zahn von der Seite.
Fig. 68. Lag. tong. Zahn von der Seite.
Fig. 69—79 und 82—83. Umrisszeichnungen von Transversalschliffen durch das Kauende von Zähnen verschiedener Species.
Fig. 69. Laganum tonganense. Vergr. 18.
Fig. 70. Echinocyamus pusillus. Vergr. 115.
Fig. 71. Clypeaster scutiformis. Vergr. 18.
Fig. 72. Echinus Dröbachiensis. Vergr. 40.
Fig. 73. Toxopneustes pileolus. Lm. Vergr. 12.
Fig. 74. Echinometra lucunter. Leske. Vergr. 18.
Fig. 75. Heterocentrotus trigonarius. Lm. Vergr. 12.
Fig. 76. Podophora atrata. Vergr. 25.
Fig. 77. Hipponoë variegata. Leske. Vergr. 65.
Fig. 78. Echinus miliaris. Vergr. 65.
Fig. 79. Stomopneustes variolaris. Vergr. 25.
Fig. 82. Cidaris metularia. Blainv. Vergr. 37.
Fig. 83. Echinothrix turcarum. Schynvoet. Vergr. 12.
Fig. 80. Transversalschliff durch das Kauende eines Zahnes von Ech. esculentus.
Fig. 81. Dasselbe von Diadema setosum. Gray. Vergr. bei beiden 25.

Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo.

Von

Dr. Leo Gerlach,

Docent der Histologie und Entwicklungsgeschichte und Prosektor am anatomischen Institut zu Erlangen.

Mit Tafel VI.

In der mit einer Reihe seltener Missbildungen ausgestatteten Sammlung des hiesigen anatomischen Institutes befindet sich ein Embryo, welcher mit einem deutlichen Schwanze behaftet ist. Derselbe wurde schon im Jahre 1840 auf der in Erlangen abgehaltenen Naturforscherversammlung von dem damaligen Prosektor der Anstalt, Herrn Dr. Fleischmann vorgezeigt. Wir finden in dem amtlichen Bericht dieser Versammlung über den betreffenden Fall auf pag. 141 das Folgende angegeben.

»Herr Prosektor Dr. Fleischmann hielt einen Vortrag über Schwanzbildung beim Menschen, und zeigte dabei einen menschlichen Fötus vor, bei welchem sich das Ende der Wirbelsäule zu einem wirklichen Schwanz verlängert hatte. An der Basis hatte diese Verlängerung eine Linie im Durchmesser, und krümmte sich immer dünner werdend und haarförmig endigend nach unten und vorn. Hielt man den Fötus gegen das Licht, so schimmerten im ersten Drittel des acht Linien langen Schwanzes fünf dunkle Punkte durch die zarte Haut, welche für nichts anderes, als für Wirbel, die Fortsetzung des eigentlichen Rückgrats gehalten werden konnten. Das Ende dieses Schwanzes schien rein häutig zu sein, und war sehr zart und durchsichtig.«

Über das Vorkommen von schwanzförmigen Anhängen beim Menschen liegen zwar eine Reihe von Angaben vor. Dieselben ge-

hören jedoch meistens der älteren Literatur an, erscheinen oft wenig glaubwürdig und leiden zum Theil an einer ungenügenden Beschreibung der betreffenden Gebilde, zum Theil lassen sie Zweifel darüber entstehen, ob die als Schwänze deklarirten Bildungen nicht pathologische Auswüchse sind. So wird z. B. des Öfteren berichtet, dass auch außer dem sogenannten wahren Schwanze an anderen Körperstellen ebenfalls schwanzförmige Verlängerungen vorhanden gewesen seien. In der Mehrzahl der Fälle sind es ausgetragene, nicht lebensfähige Missgeburten, die neben einer Reihe von anderen Bildungsfehlern auch eine mehr oder geringer entwickelte Schwanzbildung aufweisen. Über die Form und Beschaffenheit der letzteren erhalten wir jedoch keine nähere Aufklärung. Auch bei Kindern und Erwachsenen wurden Schwänze in Gestalt von cylindrischen Auswüchsen beobachtet, welche die Dicke eines Daumens und die Länge eines Mittelfingers, einer halben, einer ganzen Spanne besessen haben sollen[1]. Allein auch von diesen Fällen gilt das so eben Gesagte. Es fehlt eine genauere Angabe über das Aussehen und die Beschaffenheit, und ferner, zumal die letzten Beobachtungen sämmtlich bei Lebenden gemacht wurden, jeglicher auf einer exakten anatomischen Untersuchung fußender Bericht.

Hieraus geht hervor, dass alle diese Fälle, da sie der anatomischen Unterlage entbehren, kaum Anhaltspunkte zu geben im Stande sind, wenn man es unternehmen wollte, sich die bei dem Zustandekommen der betreffenden Missbildung obwaltenden Vorgänge, in dieser oder jener Weise zurecht zu legen; sie können weder für noch gegen eine bestimmte Auffassung verwerthet werden.

Der in Rede stehende Embryo unserer Sammlung ist, da er außer der mitgetheilten kurzen Notiz keine sonstige literarische Verwerthung gefunden hat, fast gänzlich unbeachtet geblieben. Förster, der bekanntlich mit größtem Fleiße alle ihm zur Kenntnis kommenden menschlichen Missbildungen aufzeichnete, hat desselben in seinem Handbuche keine Erwähnung gethan. Und doch verdient derselbe die größte Beachtung, da er, wie ich glaube, ein Unicum darstellt, indem meines Wissens niemals bei einem sonst wohl gebildeten Embryo aus der ersten Hälfte des intra-uterinen Lebens das Vorkommen eines Schwanzes konstatirt wurde.

Allerdings berichtet Rosenberg in seiner trefflichen Abhandlung

---

[1] Zusammengestellt sind derartige Fälle in Meckel's Handbuch der pathol. Anatomie. I. pag. 385.

»Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen«[1], dass einer der von ihm untersuchten Embryonen, dessen Kopfsteißlänge nur 1,25 cm betrug, ein Caudalrudiment besessen habe, das in Form eines mit einem ziemlich kurzen Stiel versehenen zapfenförmigen Gebildes dem hinteren Leibesende des Embryo angefügt war, und mit seinem kolbig angeschwollenen Ende an der Körperoberfläche deutlich prominirte. Als Caudalrudiment glaubt Rosenberg diese aus dichtem Bindegewebe bestehende vom Hornblatt überzogene Prominenz hauptsächlich desshalb auffassen zu müssen, weil es der Körperoberfläche gerade an der Stelle aufsitzt, welche der verlängert gedachte Endabschnitt der Wirbelsäule erreichen würde.

Es handelt sich aber bei diesem Embryo immer nur um ein Rudiment, nicht um einen wirklichen Schwanz, wie er bei dem zuerst erwähnten Fötus in einer Weise vorhanden ist, welche allen Anforderungen, die man bezüglich der Gestalt an einen gut ausgebildeten Schwanz machen kann, gerecht wird.

Es ist begreiflich, dass man bei einer so ungemein seltenen Missbildung, wie die vorliegende, sich nur schwer dazu entschließt, dieselbe behufs genauerer Untersuchung mit dem anatomischen Messer zu zergliedern. So hat auch Fleischmann sich damit begnügt, die Leibeshöhle zu öffnen und einen Schnitt von dem Ende der Wirbelsäule bis zum Anfang des Schwanzes durch die Haut zu machen. Im Übrigen blieb der Embryo intakt.

Auch mir erging es ähnlich; schon vor mehr denn drei Jahren hatte ich mir vorgenommen, als ich die Rosenberg'sche Abhandlung las, den betreffenden Fötus auf verschiedene Punkte hin zu prüfen. Allein immer wieder verschob ich es, da es mir schwer ankam, unsere Sammlung eines so werthvollen Demonstrationsobjektes zu berauben. Erst als Ende December vorigen Jahres Herr Professor Ecker unter Hinweis auf die Fleischmann'sche Mittheilung anfragte, ob er den Embryo zur Besichtigung zugeschickt erhalten könnte, und ein Transport wegen der weichen Beschaffenheit des Präparates nicht räthlich erschien, legte sich mir die Verpflichtung auf, den Fachgenossen, die ja durch Fleischmann, wenn auch nur in gedrängter Kürze von der Existenz der genannten Missbildung Kunde erhalten hatten, eine durch genaue Abbildungen unterstützte ausführlichere Beschreibung derselben vorzulegen. Durch anderweitige Be-

[1] Morpholog. Jahrb. I. Bd. pag. 83.

schäftigung abgehalten, kam ich erst vor wenigen Wochen dazu, mein Vorhaben zur Ausführung zu bringen.

Bevor ich die bei der anatomischen und mikroskopischen Untersuchung des Schwanzes und seiner Beziehungen zur Wirbelsäule gewonnenen Resultate mittheile, will ich erst kurz die äußere Beschaffenheit des Embryo schildern. Derselbe zeigt in seiner Körperform, abgesehen von der Schwanzbildung, keine sonstige Abnormität. Kopf, Rumpf und Glieder sind wohlgebildet. Die Kopfsteißlänge beträgt 7,6 cm, die Gesammtlänge 10,8 cm. Der Fötus befindet sich also im Anfange des vierten Monats. Die Placenta, welche mittelst des 9 cm langen Nabelstranges mit dem Embryo noch zusammenhängt, ist ebenfalls gut entwickelt.

Was das Geschlecht des Embryo anlangt, so könnte man bei Besichtigung der äußeren Genitalien allenfalls noch zweifelhaft sein. Dagegen zeigt ein Blick in die Leibeshöhle, in welcher man die Uterusanlage, das Lig. uteri rotundum, Ovarium und Eileiter deutlich erkennen kann (Fig. 2), dass es sich um einen weiblichen Embryo handelt. Die übrigen in der Leibeshöhle gelegenen Organe, Darmtraktus, Nieren etc. entsprechen hinsichtlich ihrer Ausbildung ganz dem Alter des Fötus[1].

Bezüglich der äußeren Genitalien sei bemerkt, dass die Clitoris, welche eine Länge von 3 mm, eine Dicke von 1 mm zeigt, an ihrer Spitze mit einer deutlich sich abgrenzenden Glans clitoridis versehen ist. Die Clitoris besitzt eine untere Fläche, welche von der übrigen abgerundeten Oberfläche durch eine Kante jederseits getrennt ist. Zwischen diesen zwei Kanten ist die untere Fläche rinnenförmig ausgehöhlt, was sich jedoch gegen die Glans zu allmählich verliert. Die großen Schamlippen sind normal gestaltet; dagegen zeigen die Nymphen eine ungleiche Entwicklung. Die rechte Nymphe nämlich ist bedeutend kleiner als die linke, und hängt normaler Weise nur mit dem Anfangstheile der Clitoris, wie an Fig. 3 zu sehen, zusammen. Die linke Nymphe gelangte zu einer weit größeren Entfaltung; sie reicht nach vorn bis zur Glans clitoridis, mit welcher

[1] Fleischmann hatte die Leibeshöhle mittelst eines Bogenschnittes dicht oberhalb der Nabelschnurinsertion eröffnet. Die Konvexität des Bogens war nach oben zu gerichtet. Ich verlängerte den Schnitt beiderseits nach unten zu und erhielt so einen Hautlappen, der wie eine Klappe zurückgeschlagen werden konnte. An der inneren der Leibeshöhle zugekehrten Seite desselben befand sich die Blase, welche noch ohne jegliche Abgrenzung in den Urachus überging (Fig. 2).

sie im Gegensatz zur rechten kleinen Schamlippe in viel größerer Ausdehnung verbunden ist, indem sie sich längs der ganzen linken unteren Kante an der Clitoris inserirt. Aber nicht nur mit der letzteren hängt die linke Nymphe zusammen, sie tritt auch in Beziehung zu dem Schwanze; mit diesem ist sie ebenfalls eine Strecke weit verwachsen. Es stellt demnach die linke Nymphe eine Hautfalte von länglich viereckiger Form dar, welche zwischen Clitoris und Schwanz ausgespannt ist, und vorn mit einem freien Rande aufhört.

Zwischen den beiden Nymphen, unter der Clitoris befindet sich die etwa 1 mm lange spaltförmige Öffnung des Vestibulum vaginae, und in einer Entfernung von nahezu $1^1/_2$ mm hinter derselben liegt die Afteröffnung. Auch sie hat die Form einer Längsspalte, welche jedoch nicht ganz die Länge von 1 mm erreicht. Höchst auffallend sind die Lagebeziehungen der Analöffnung zum Schwanze, indem die erstere nicht vor, sondern rechts von dem letzteren liegt. Dadurch entfernt sie sich ein wenig von der Mittellinie nach der rechten Seite hin. Von der Analöffnung führt nach vorn eine seichte Rinne; sie kommt auf die rechte Seite des Schwanzes zu liegen, und wird von der linken Nymphe durch eine schwache vorn am Schwanze sich erhebende Längsleiste getrennt. Rinne wie Leiste verschwinden jedoch nach vorn zu bald (Fig. 3).

Es fragt sich nun, wie hat man sich dieses eigenthümliche Lageverhältnis des Schwanzes zur Afteröffnung genetisch zu erklären.

Ich glaube kaum mit der Annahme zu irren, dass der durch die linke kleine Schamlippe vermittelte Zusammenhang zwischen Clitoris und Anfangstheil des Schwanzes aus jener frühen Zeit des embryonalen Lebens datirt, in welcher die äußeren Genitalien sich eben zu entwickeln anfangen. Um diese Zeit liegt die Öffnung der Kloake sehr nahe an der Spitze des das hintere Körperende abschließenden Vorsprungs, welchen Ecker in den Erläuterungen zu Tafel XXIX und XXX seiner Icones physiologicae Schwanzende, Steißbeinhöcker oder schwanzartigen Vorsprung nennt. Sie liegt demselben um so näher je mehr das spitze Ende des Vorsprungs nach unten und vorn gerückt ist. In unserem Falle mag nun das absonderliche Verhalten des schwanzförmigen Vorsprungs, zweifelsohne beruhend auf einer Verlängerung desselben, welche sich später in den Schwanz umgestaltet, eine Verwachsung mit dem Theil des sich entwickelnden Genitalhöckers begünstigt haben, aus welchem sich später die linke Nymphe hervorbildete. Durch diese Verwach-

sung wurde im Verlaufe der weiteren Entwicklung fortwährend ein Zug nach vorn auf den Schwanz ausgeübt, welcher auf dessen Lageverhältnis und Verlaufsrichtung von wesentlichem Einfluss werden musste. Indem nämlich der Anfangstheil des Schwanzes, festgehalten durch die linke Nymphe, sich von der Clitoris nach hinten nicht entfernen konnte, musste die beim weiteren Wachsthum des Embryo an Umfang zunehmende Kloakenöffnung sich gegenüber ihrer früheren Lage zum Schwanze in der Art verschieben, dass derselbe scheinbar etwas nach vorn an ihre linke Seite rückte. Mit anderen Worten, es wurde die Kloakenöffnung und zwar ihre hintere Hälfte auf der linken Seite von dem Schwanze umgrenzt. Als nun eine Differenzirung der Kloake in eine vordere Urogenital- und hintere Afteröffnung eintrat, musste die letztere links an den Anfangstheil des Schwanzes anstoßen.

Der Zusammenhang mit der linken Nymphe trägt aber auch die Schuld, dass der Schwanz nicht gerade nach abwärts verläuft, sondern schief nach unten und vorn absteigt. In Folge dessen muss er natürlich auf den Zeichnungen, welche den Embryo bei der Betrachtung von hinten oder vorn darstellen, kürzer erscheinen als er in Wirklichkeit ist. In Bezug auf seine Länge stimme ich mit Fleischmann nicht ganz überein. Sie beträgt von einem 2 mm hinter der Analöffnung gelegenen Punkte an gemessen 17 mm. Ich gebe jedoch zu, dass wegen der Krümmung des Schwanzes kleine Ungenauigkeiten sich einschleichen können; vielleicht auch beziehen sich die Angaben Fleischmann's auf das frische Objekt, und ferner hat derselbe nicht angegeben, von welchem Punkte an er gemessen habe. Vergleicht man die Länge des Schwanzes mit der Gesammtlänge des Fötus (10,8 cm), so ergiebt sich, dass er nahezu den sechsten Theil der Länge des ganzen Embryo ausmacht. Der ganz freie nicht mehr mit der linken Nymphe zusammenhängende Theil des Schwanzes besitzt eine Länge von 12 mm.

An der Abgangsstelle vom Körper zeigt der Schwanz eine Breite von 2 mm, an der Stelle, wo er die linke Nymphe verlässt, einen Durchmesser von 1 mm. Während er bis zu dieser Stelle wegen seiner Verbindung mit der Nymphe weniger regelmäßig geformt ist, erscheint er von nun an gleichmäßig rundlich. Theilt man diesen freien 12 mm langen Theil des Schwanzes in zwei gleich lange Hälften, so scheint sich für das unbewaffnete Auge nur die erste Hälfte zu verjüngen; der Durchmesser beträgt an der Grenze der beiden Hälften 0,2 mm; die zweite scheint ein an Stärke sich gleich

bleibendes dünnes Fädchen zu sein. Dies ist jedoch keineswegs der Fall, wie sich später herausstellte. Nachdem der Schwanz abgeschnitten und theilweise in feine Schnitte zerlegt war, wurde das nicht verarbeitete Stück desselben unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung untersucht. Hierbei war deutlich zu sehen, dass auch das 6 mm lange Endstück des Schwanzes an Dicke allmählich abnahm, bis es schließlich in eine äußerst feine Endspitze auslief; auf die Beschaffenheit des Endstückes werde ich später zurückkommen.

Das Aussehen des Schwanzes ist nicht an allen Stellen das gleiche. Die ersten 5—6 mm des freien Theils, also beinahe dessen erste Hälfte, erschien weißlich, während die andere fadenförmige Hälfte durchscheinend aussah, und einen matt grauen Glanz besaß.

Ich komme nun zu den Beziehungen des Schwanzes zur Wirbelsäule. Um diese klar zu legen, hatte bereits Fleischmann einen Schnitt von der Abgangsstelle des Schwanzes an nach oben bis nahezu an die Basis des Kreuzbeins gemacht. Der Schnitt, welcher unten nur die Haut durchtrennte, ging oben tiefer; es war die hintere Wand des Sacralkanals durchschnitten, und dieser dadurch eröffnet worden. Wurden die Schnittränder etwas von einander gezogen, so zeigte sich ein weißlicher, rundlicher Strang, welcher unten in den Schwanz eindrang, oben mit dem Ende der Wirbelsäule zusammenhing. Da es nun darauf ankam, Genaueres über den Strang sowohl, als über die Wirbelsäule selbst zu ermitteln, so wurde der Schnitt nach oben bis zur Mitte der Brustwirbelsäule in der Medianlinie weiter geführt, jedoch nur die Haut des Rückens durchschnitten. In Folge des langen Schnittes konnte die Haut beiderseits in größerer Ausdehnung zurückgeschlagen werden, und es ließen sich sehr gut die unterhalb des oberen Schnittendes gelegenen wahren Wirbel von hinten her frei präpariren.

Bei den das Sacrum zusammensetzenden Wirbeln war dies mit größerer Schwierigkeit verbunden, weil deren Bogen, wie bereits berichtet, durch den ursprünglichen Schnitt durchtrennt, und damit der Sacralkanal eröffnet worden war. Die in letzterem liegenden nervösen krümeligen Inhaltsmassen wurden entfernt, und dann die Bogenhälften der Sacralwirbel, nachdem sie sauber präparirt waren, möglichst gut mit ihren Schnittenden an einander gelegt. Auf diese Weise erhielt ich den Hiatus sacralis; außerdem wurde das Steißbein und ferner der hintere Theil der beiden Darmbeinschaufeln mit frei gelegt. In Fig. 4 habe ich ein Bild der

geschilderten Verhältnisse wiederzugeben versucht; in der Zeichnung ist absichtlich der durch die Bogen der Sacralwirbel gehende Schnitt weggelassen, um die Deutlichkeit der Abbildung nicht zu beeinträchtigen.

Die weitere Aufgabe bestand nun darin, die Zahl der Lumbal-, Sacral- und Caudal-Wirbel zu bestimmen. Da der Embryo so viel als möglich geschont werden sollte, so habe ich darauf verzichtet, den Schnitt nach oben bis zum Kopfe fortzuführen, um nach Freilegung der noch übrigen Brust- und Halswirbel von oben herab zählen zu können. Ich suchte mir zu helfen, indem ich den letzten Dorsalwirbel durch Aufsuchen der zwölften Rippe bestimmte. Um ganz sicher zu gehen, wurden zum Vergleich bei einem in meinem Besitze befindlichen weiblichen Embryo, welcher zufällig fast ganz dieselbe Körperlänge aufwies, die Wirbelsäule und die Vertebralenden der Rippen von hinten her präparirt. Eigenthümlicher Weise war bei diesem zweiten Embryo eine 13. Rippe in Gestalt eines ganz kleinen seitlich dem 13. Dorsalwirbel aufsitzenden dreieckigen Knorpelstückchens vorhanden; der Lendentheil der Wirbelsäule war auf vier Wirbel reducirt.

Nachdem nun bei unserem Embryo der 12. Brustwirbel herausgefunden war, zeigte es sich, dass man zwar die Lumbalwirbel leicht zählen könne, dass dagegen die Zahl der Sacralwirbel sich nicht mit Genauigkeit feststellen ließ.

Dies lag sowohl an der erwähnten Läsion der Sacralwirbelbogen, als an dem Umstand, dass die zwischen den Bogen befindlichen membranösen Theile sich von ersteren nicht in präciser Weise abhoben. Um zum Ziele zu gelangen, war es nöthig, zu beiden Seiten des ursprünglichen Schnittes von der hinteren Wand des Sacralkanals noch zwei Längsstreifen abzuschneiden. Der so erhaltene breitere Längsspalt gestattete eine Betrachtung der Sacralwirbelkörper von der Rückseite, und es ließ sich nun bei der exakten Abgrenzung der knorpligen Wirbelkörper durch die helleren weißlichen Intervertebralscheiben, die Zahl derselben mit Leichtigkeit bestimmen. Bei einigen Sacralwirbeln konnte ich mit Hilfe der Lupe feine in der Mitte des Körpers transversal verlaufende hellere Linien wahrnehmen, was dafür zu sprechen scheint, dass auch beim Menschen ein Wirbelkörper aus je zwei Urwirbelhälften, wie es Remak für das Hühnchen nachwies, entsteht.

Bei der Zählung stellte sich nun heraus, dass unterhalb des letzten Brustwirbels noch 14 knorplige Wirbel vorhanden waren.

fünf Lumbal-, fünf Sacral- und vier Steißbein-Wirbel. Die letzteren zeigten keine weißlichen Intervertebrallinien zwischen sich, und lagen nicht genau hinter einander, sondern es war das aus vier Wirbeln bestehende Steißbein in der Art gekrümmt, dass sein letzter die Spitze des Steißbeins bildender Wirbel von der Medianlinie weg. stark nach links dislocirt war (Fig. 5). Nur bei dem ersten Steißbeinwirbel waren noch Bogenrudimente in Gestalt von zwei kleinen nach hinten zu gerichteten Höckerchen wahrzunehmen; die drei übrigen Wirbel stellten nur Wirbelkörper dar, welche an Größe nach unten zu abnahmen.

An den letzten Steißbeinwirbel schließt sich nun als Verlängerung der Wirbelsäule jener bereits erwähnte rundliche Strang an, welcher in den Schwanz eindringt; derselbe war in einer Länge von $4^1/_2$ mm, von der Steißbeinspitze bis zum unteren Ende des Schnittes freigelegt worden (Fig. 4 und 5). Seine Breite beträgt circa $^3/_4$ mm. Nach vorn, d. h. ventralwärts, hängt dieser Strang mit Muskelgewebe zusammen, das der sich entwickelnden Muskulatur des Levator ani und Sphincter ani externus anzugehören scheint.

Da das Steißbein durch die in Rede stehende Verlängerung der Wirbelsäule in den Schwanz hinein mit diesem verbunden ist, der letztere aber seinerseits durch die linke Nymphe an die Clitoris angeheftet ist, und dadurch nach vorn und etwas nach links gezogen wurde, so liegt die Vermuthung nahe, es möchte hierauf auch die Krümmung des Steißbeins zurückzuführen sein, dessen Spitze ja auch nach links gerichtet ist. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die in früheren Entwicklungsstadien weicheren und wenig resistenten Steißbeinwirbel vom Schwanze nach der linken Seite gezogen, und in dieser Stellung allmählich consistenter wurden. Die Krümmung des Steißbeins, dessen Wirbel alle auf der linken Seite etwas in longitudinaler Richtung comprimirt erscheinen, würde nach unserer Annahme genetisch in causalem Zusammenhang mit der Schwanzbildung stehen

Aus welchem Gewebe bestand nun aber die strangförmige Verlängerung der Wirbelsäule, welche am Steißbein anfing, und in den Schwanz eindrang? Wollte man aus der Farbe und Consistenz derselben auf ihre histologische Struktur Folgerungen ziehen, so konnte sie, da sie durch ihre hellere Farbe sowie durch ihre schlaffe und biegsame Beschaffenheit sich von dem knorpligen Steißbein deutlich unterschied, auf keinen Fall in toto dem Knorpelgewebe angehören. Doch war die Möglichkeit nicht auszuschließen, dass in derselben

Knorpelkerne, die man dann als Wirbelrudimente aufzufassen hätte, verborgen sein könnten. Hierüber war natürlich nur von der mikroskopischen Untersuchung Aufschluss zu erwarten.

Es wurde daher der Strang oben von dem Steißbein losgelöst, und auch unten, wo er unter der Haut des Schwanzes verschwand, abgeschnitten; ferner musste er von der an seiner vorderen Seite sich anheftenden Muskulatur durch Scherenschnitt entfernt werden. Nachdem so ein Theil der strangförmigen Verlängerung der Wirbelsäule excidirt worden war, dessen Länge $4^1/_2$ mm betrug, wurde derselbe in Pikrokarmin gelegt, um eine Totalfärbung zu erzielen.

Es war ursprünglich meine Absicht vom oberen Ende dieses excidirten Stückes einige Querschnitte herzustellen, um nachzusehen, ob dasselbe wirklich knorplige Wirbelrudimente enthielte, dann aber, falls diese sich vorfinden, den übrigen Theil in Längsschnitte zu zerlegen, um über die Zahl derselben annähernd Auskunft zu erhalten. Als sich jedoch, nachdem eine Reihe feiner Querschnitte vom oberen Ende angefertigt war, in diesen kein Knorpelgewebe nachweisen ließ, stand ich von meinem Vorhaben ab, und zerlegte das ganze Gebilde in Querschnitte.

Die obersten Schnitte dieser Reihe ließen ein sehr zellenreiches Bindegewebe erkennen, dessen Fibrillenzüge keine bestimmte Richtung einhielten, sondern sich vielfach durchkreuzten. Je weiter man jedoch bei der Durchmusterung der Schnitte nach unten zu rückte, desto mehr trat eine regelmäßige Anordnung auf, indem sich allmählich eine Differenzirung in ein peripheres derberes und ein centrales weicheres Gewebe einstellte. Fig. 6 stellt einen Schnitt dar, der ungefähr aus der Mitte des excidirten Stückes stammt. Wir sehen an ihm, wie der Querschnitt durch die strangförmige Verlängerung der Wirbelsäule seiner Gestalt nach einem gothischen Fenster ähnlich ist: die Spitze desselben liegt dorsalwärts, die geradlinige Basis, welche künstlich durch Abschneiden der Muskulatur erzeugt wurde, ventralwärts. Was nun das centrale weichere Gewebe anbelangt, so hat dasselbe histologisch viel Ähnlichkeit mit dem Gewebe des Nabelstranges: wir beobachten eine weiche formlose helle Grundsubstanz, in welcher Zellen von rundlicher, spindel- und sternförmiger Gestalt gelegen sind; die Zellen der letzteren Art stehen durch ihre Ausläufer in gegenseitiger Communication. Außer den Zellen sehen wir Fibrillenzüge, welche sich durchflechtend Maschen bilden, sie verlaufen jedoch vorwiegend horizontal. Der

centrale Kern des Stranges ist ferner von Gefäßen durchzogen, deren Querschnitte ebenfalls in Fig. 6 zu erkennen sind.

Der periphere aus viel dichterem Gewebe bestehende Theil des Stranges besitzt im Querschnitt die Gestalt eines ventralwärts offenen Hufeisens. Er besteht aus Fibrillenbündeln, welche longitudinal verlaufen, die demnach auf den Schnitten der Quere nach getroffen sind. In dieser aus dicht an einander gedrängten Fibrillen sich zusammensetzenden Gewebsmasse liegen zahlreiche Zellen, ferner verlaufen in derselben eine gleichfalls longitudinale Richtung einhaltend embryonale quergestreifte Muskelfasern; die letzteren sind nur selten zu Bündeln gruppirt. Man trifft diese Muskelfasern in größerer Menge in der ventralen Hälfte des Stranges; hier rücken sie näher an einander, während sich in der dorsalen Hälfte nur wenige Querschnitte von Muskelfasern sich finden.

Je mehr sich die Schnitte dem Schwanze nähern, in desto größerer Anzahl stellen sich quergestreifte Muskelfasern ein; sie liegen hier nicht nur in dem peripheren Theil des Stranges, wo sie zumal in der ventralen Hälfte immer dichter an einander rücken, sondern es treten auch in dem centralen, weichen Gewebe Muskelzüge auf. Dieselben verlaufen jedoch hier mehr horizontal, und scheinen ventralwärts unmittelbar in die oben erwähnte Muskulatur überzugehen, welche vorn mit dem Strange zusammenhängt.

Außer der Vermehrung der Muskelfasern tritt in der histologischen Zusammensetzung des Stranges nach unten zu keine besondere Änderung mehr ein; ich könnte allenfalls noch erwähnen, dass das centrale Gewebe allmählich etwas dichter wird.

Nachdem die mikroskopische Prüfung des Stranges in Bezug auf das Vorhandensein von knorpligen Wirbelanlagen negative Resultate ergeben hatte, war die Richtigkeit der Fleischmann'schen Auffassung, wonach die fünf dunklen Punkte, welche er durch die zarte Haut des Schwanzes bei durchfallendem Lichte schimmern sah, als Wirbel anzusprechen wären, sehr in Frage gestellt worden. Es musste für höchst unwahrscheinlich gehalten werden, dass in einer verhältnismäßig so großen Entfernung vom Ende der Wirbelsäule, mit dieser nur durch Bindegewebe verbunden, noch weitere fünf Wirbel liegen sollten.

Da an dem Alkoholpräparate Nichts von diesen fünf durchscheinenden Punkten wahrgenommen werden konnte, musste ich annehmen, dass Fleischmann jene Beobachtung am frischen Objekte gemacht habe. In der Hoffnung nach Verdrängung des Alkohols

mittels Ol wieder von jenen Punkten etwas zu sehen zu bekommen, wurde der Schwanz durch längeres Liegen in Terpentinöl aufgehellt, und dann gegen das Licht gehalten, jedoch mit vollständig negativem Erfolg.

Worauf waren aber jene dunklen Punkte zurückzuführen, welche Fleischmann gesehen haben will? Leider muss ich auf diese Frage die Antwort schuldig bleiben, da, wie ich gleich vorausschicken will, auch mit Hilfe des Mikroskopes im Schwanze keine Knorpeleinlagerungen gefunden wurden, welche im Sinne Fleischmann's hätten gedeutet werden können.

Ich komme nun zu den Ergebnissen, welche bei der mikroskopischen Untersuchung des Schwanzes selbst gewonnen wurden. Derselbe wurde nicht ohne eine gewisse Überwindung, welche die Läsion eines so seltenen Objektes mit sich bringt, amputirt, und zwar an der Stelle, an welcher er die linke Nymphe verlässt: so wurde wenigstens noch ein kleines Stückchen des Schwanzes dem Embryo erhalten.

Bei der Verarbeitung des Schwanzes wurde darauf Bedacht genommen, möglichst wenig von demselben zu verbrauchen. Ich beschränkte mich desshalb darauf, nur die ersten 2—3 mm des proximalen Endes in Querschnitte zu zerlegen, später wurde dann auch von dem spitzen distalen Ende ein circa $1^1/_2$ mm langes Stück abgeschnitten. Es wurde so der Haupttheil des Schwanzes geschont. Dieser $8^1/_2$ mm lange Rest kann bei Vorlesungen über Missbildungen. oder über Entwicklungsgeschichte dem Embryo beiliegend, mit diesem vorgezeigt werden, so dass das Präparat seinen Werth als Demonstrationsobjekt nicht vollständig eingebüßt hat.

Die durch den Schwanz angefertigten Durchschnitte wurden mit Carmin gefärbt. Bei der Untersuchung derselben stellte sich das höchst merkwürdige Resultat heraus, dass im Schwanze eine Chorda dorsalis noch vorhanden war. Es ist kaum möglich, den Zellenstrang, welcher auf allen Durchschnitten immer an derselben Stelle anzutreffen ist, in anderer Weise zu deuten. Auf den einzelnen Querschnitten sehen wir immer 3—5 Chordazellen, welche aus Kern und einer geringen Menge feinkörnigem Protoplasma bestehen; umgeben sind dieselben von einer ziemlich starken fibrillären Scheide; die Fibrillen derselben verlaufen ringförmig um die Chorda, und lassen zwischen sich auch einzelne zellige Elemente erkennen.

Zur besseren Orientirung will ich mich bei der Beschreibung der auf den Durchschnitten erkennbaren Strukturverhältnisse des Schwan-

zes an Fig. 7 halten, welche nach einem der obersten Schnitte angefertigt ist. Man sieht an derselben die sehr zellenreiche Cutis, welche von keinem Zellenbelag bedeckt ist, da die Epidermiszellen in Folge des langen Liegens des Embryo in nicht sehr starkem Alkohol, so wie durch die oftmalige Herausnahme desselben, abgefallen sind. Die Cutis, welche von Gefäßen verschiedenen Kalibers durchzogen wird, zeigt nicht an allen Stellen die gleiche Dicke. Nach Innen wird sie von einer aus hellerem, lockerem Gewebe bestehenden Lage, dem künftigen Unterhautzellgewebe, begrenzt. Von dem letzteren ist nun der eigentliche Inhalt des Schwanzes umschlossen. Derselbe lässt auf den Querschnitten eine dorsale und eine ventrale Hälfte unterscheiden.

Wir erkennen in der dorsalen Hälfte die beiden Komponenten der strangförmigen Verlängerung der Wirbelsäule wieder, nämlich sowohl deren peripheres als centrales Gewebe. Das erstere hat noch ganz die gleiche Beschaffenheit, ist auf dem Durchschnitt hufeisenförmig, besteht aus längsverlaufenden Fibrillen mit zahlreich eingestreuten Zellen und aus Muskelfasern. Kleinere Bündel von Muskelfasern finden sich auch an der Außenseite des Hufeisens, zwischen diesem und dem Unterhautzellgewebe in longitudinaler Richtung verlaufend; ich habe dieselben meistens seitlich, doch an einigen Schnitten auch dorsal, unter der Rückenhaut des Schwanzes gelegen angetroffen.

Das von dem Hufeisen umschlossene centrale Gewebe hat seine Beschaffenheit wesentlich verändert; es besteht aus longitudinal angeordneten stärkeren und schwächeren Fibrillenzügen, welche durch lockeres Gewebe zusammengehalten werden. In der Mitte derselben verläuft nun die Chorda dorsalis, deren Verhalten auf den Querschnitten bereits beschrieben wurde.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die dorsale Hälfte der von der Schwanzhaut umschlossenen Inhaltsmasse die eigentliche Fortsetzung der strangförmigen Verlängerung der Wirbelsäule darstellt, deren im Schwanze befindliches Stück sich von dem weiter oben gelegenen hauptsächlich dadurch unterscheidet, dass in ihm eine Chorda dorsalis noch enthalten ist.

Was die ventrale Hälfte des Schwanzinhaltes anlangt, so wird dieselbe fast durchweg von quergestreifter Muskulatur gebildet. Die Muskelfasern sind zu longitudinalen Bündeln zusammengeschossen, welche von fibrillärem Gewebe umgeben werden. Die Bündel besitzen verschiedene Stärke und sind nicht gleichmäßig gruppirt, indem eine

größere Menge derselben auf der einen Seite des Schwanzes gelegen ist, als auf der andern. Ein Bündel von Muskelfasern, auf dem Querschnitte rundlich, hat eine ganz besonders mächtige Entwicklung erlangt; es übertrifft die stärksten der übrigen Bündel um das 5 bis 6fache, und grenzt sich sehr deutlich von seiner Umgebung ab. Es hat den Anschein, als ob dasselbe einen gesonderten ventralen Muskel vorstelle, dessen Function, wenn der Embryo am Leben geblieben wäre, darin bestanden haben würde den Schwanz nach vorn zu krümmen, wobei natürlich vorausgesetzt werden muss, dass der letztere sich im Verhältnis zu dem an Größe zunehmenden Embryo, ebenfalls weiter entwickelt hätte.

Die untersten der Querschnitte, welche ich durch das proximale Ende des Schwanzes noch machte, sind abgesehen von einem geringeren Umfang nur in wenigen Punkten von dem eben beschriebenen verschieden. In der Cutis fehlen stärkere Gefäße, das subcutane Gewebe ist gänzlich verschwunden, so dass der Inhalt des Schwanzes direkt an die Cutis anstößt. Hervorzuheben ist ferner, dass, während alle anderen Theile der fortschreitenden Verjüngung des Schwanzes entsprechend, schwächer geworden sind, die Chorda sowie der ventrale Muskel noch die gleiche Mächtigkeit aufweisen.

Es erübrigt noch, des Endstückes des Schwanzes zu gedenken. Wie schon früher bemerkt, wurde von demselben die letzte ungefähr $1^1/_2$ mm lange Strecke abgeschnitten. Dieselbe zeigte, nachdem sie mit Pikrocarmin gefärbt, und in Kanadabalsam eingeschlossen war, ebenfalls keinen Epidermisbelag mehr. Sie setzte sich zusammen aus rundlichen Bündeln, deren fibrilläre Beschaffenheit sich nur durch eine gering ausgeprägte Streifung kund gab. Es verliefen diese Bündel, die sich unstreitig allmählich aus dem Cutisgewebe heraus gebildet haben, in Spiraltouren, was eine eigenthümlich aussehende Torsion des Schwanzendes bewirkt. Die Fibrillenbündel sind keineswegs sämmtlich gleich lang, sondern hören in verschiedener Höhe mit einem spitzen Ende auf (Fig. 8). Es wird hierdurch, je näher man dem Schwanzende kommt, die Zahl der Bündel immer geringer, und es erklärt sich auf diese Weise die fortschreitende Verjüngung des Schwanzes. In dem letzten Endstückchen grenzen sich die Bündel nicht mehr von einander ab: man vermag nur einen leicht streifigen Strang zu erkennen, der sich immer mehr verschmälernd, noch einige knäulförmige Windungen beschreibt, und schließlich mit einer ganz feinen Spitze endigt.

Um zu erfahren, wie weit die geschilderte Zusammensetzung

des Schwanzes nach oben reiche, wurde der übrig gebliebene Rest des Schwanzes nochmals in Terpentinöl aufgehellt, und bei schwacher Vergrößerung betrachtet. Es zeigte sich, dass die untersten 5 mm desselben von der gleichen Beschaffenheit waren; sie bestanden ebenfalls nur aus Bündeln, die auch schon torquirt erschienen, und deren Zahl sich von oben nach unten in der nämlichen Weise verringerte. Eine scharfe Grenze zwischen dem oberen Theil des restirenden Schwanzstückes, welcher noch Chorda und Muskelfasern etc. enthielt und dem unteren nur aus Cutisbündeln bestehenden war bei der Dicke des ersteren nicht zu sehen. Da jedoch, wie wir wissen, die Verjüngung des Schwanzes gleichmäßig nach unten zu fortschreitet, so liegt kaum eine andere Annahme vor, als dass zugleich mit der nach unten zunehmenden Reduktion des Inhalts auch die Cutis des Schwanzes eine allmähliche Umwandlung ihrer Struktur erfährt, indem das zellenreiche Cutisgewebe nach unten zu sich in longitudinal verlaufende Fibrillen, zu Bündeln gruppirt, fortsetzt. Schließlich müssen natürlich, wenn der Inhalt gänzlich geschwunden ist, die Cutisbündel allein den Schwanz zusammensetzen. Die verschiedene Farbe der beiden Hälften des freien Schwanztheiles, von der wir oben berichtet haben, deutet darauf hin, dass derselbe mit seiner Farbe auch seine Beschaffenheit ändert; man muss demnach annehmen, dass die zweite etwas längere Hälfte durch ihr durchscheinendes und matt glänzendes Aussehen, ihre häutige Beschaffenheit verräth, d. h. kund giebt, dass sie keinen Inhalt mehr besitzt, sondern nur aus Cutisbündeln besteht.

Das eigenthümliche Ergebnis, dass in dem Schwanztheile der strangförmigen Verlängerung der Wirbelsäule eine Chorda noch vorhanden war, während sie in dem oberen an das Steißbein sich anschließenden Stücke fehlt, drängt zu der Schlussfolgerung, dass in der Zeit, welcher der Embryo angehört, die in der strangförmigen Verlängerung liegende Chorda bereits begonnen hat, sich rückzubilden. Diese Rückbildung, welche von oben nach unten fortschreitet, hat in dem oberen Theile des Stranges bereits zu einem völligen Schwund geführt, während in dem Schwanztheile der Process der Rückbildung noch nicht sehr weit gediehen ist.

Für diese Annahme dürfte der Umstand sprechen, dass bei dem zweiten gleich langen Embryo, dessen Wirbelsäule, wie erwähnt, des Vergleiches halber, frei präparirt worden war, das knorplige Steißbein keine Chorda mehr enthielt: das Gleiche gilt von den Dorsalwirbeln. Es ist demnach in dem entwicklungsgeschichtlichen Stadium,

um das es sich hier handelt, die Chorda im Bereiche der Wirbelkörper bereits vollständig geschwunden. Dagegen scheint bei unserem Embryo in der nicht verknorpelnden Verlängerung der Wirbelsäule vermuthlich gerade darum, weil die Chorda von Seiten des wachsenden Knorpelgewebes keinem Drucke ausgesetzt ist, die Rückbildung langsamer vor sich gegangen zu sein, und hat offenbar die Chordatheile, welche im Schwanze liegen, noch wenig betroffen.

Zum Schlusse möchte ich mir noch einige kurze Bemerkungen erlauben, um die Bedeutung des vorliegenden Falles in genetischer und genealogischer Hinsicht zu würdigen.

Dass es sich um einen Atavismus handelt, bedarf wohl keiner weiteren Auseinandersetzung; dagegen scheint es mir nöthig die Zeit des Auftretens derselben zu bestimmen, um sodann die Ausdehnung besprechen zu können, bis zu welcher die Rückschlagsbildung gediehen ist. Was den ersteren Punkt anlangt, so muss die Anlage des Schwanzes in die allererste Zeit des embryonalen Lebens verlegt, und angenommen werden, dass damals bei dem Embryo eine frühere phylogenetische Zustände repräsentirende ungewöhnliche Länge der Körperanlage vorhanden gewesen sein muss: ich verstehe hierunter eine größere Zahl von Urwirbeln, längere Chorda und ein weiter nach hinten reichendes Medullarrohr. Diese Annahme, so wie die aus ihr sich ableitende Folgerung, dass aus dem distalwärts verlängerten Abschnitt der Körperanlage der Schwanz hervorgegangen sei, möchte ich durch Folgendes zu begründen versuchen.

Dass im Schwanztheile unseres Embryo in früheren Entwicklungsstadien Urwirbel gelegen sein müssen, scheint mir aus dem Vorhandensein einer ventralen Schwanzmuskulatur geschlossen werden zu müssen: diese lässt sich wie die gleiche Muskulatur der Thiere nur von Muskelplatten, den Abspaltungsprodukten von Urwirbeln ableiten: denn die Annahme eines späteren Einwachsens muskulöser Elemente von vorn her in den Schwanz dürfte sehr gezwungen erscheinen. Da Chorda und Urwirbel unseren Erfahrungen nach ohne Medullarrohr nicht denkbar sind, so ergiebt sich hieraus weiter, dass auch in unserem Falle einstens das hintere Ende des Medullarrohrs in dem Schwanztheile gelegen sein muss. Es ist bekannt, dass das Medullarrohr in frühen Stadien der Entwicklung normaler Weise sehr in die Länge wächst, mehr als die unter ihm liegenden Theile, was die Krümmung der Embryonen in der Längsachse erklärt. Ecker[1]

[1] Siehe Icones physiol. Taf. XXXI Fig. 7.

und mit ihm übereinstimmend Rosenberg haben gefunden, dass noch bei menschlichen Embryonen von beiläufig 2 cm Kopfsteißlänge das Medullarrohr bis zur Spitze des schwanzförmigen Vorsprungs reicht. Ich stehe daher nicht an, zu behaupten, dass auch bei dem in Rede stehenden Embryo in der ersten Zeit des embryonalen Lebens das Medullarrohr nach hinten bis an das Ende der Körperanlage gewachsen ist, und desshalb ursprünglich ebenfalls an der Bildung des Schwanzes mit Theil genommen hat. In der weiteren Entwicklung übertreffen dann wieder die ventral vom Medullarrohr gelegenen Theile, vor Allem die Wirbelsäule, das erstere an Längenwachsthum, und dadurch wird eine Reduktion des Medullarrohres an seinem distalen Ende eingeleitet, welche nach oben zu fortschreitet.

In dem Stadium, in welchem das Medullarrohr am weitesten nach hinten reichte, scheint unsere Rückschlagsbildung den höchsten Grad ihrer Entwicklung erreicht zu haben. Was nun folgt, kann man als regressive Metamorphose bezeichnen. Nachdem sich noch von den Urwirbeln des Schwanzes in der gleichen Weise, wie bei den höher gelegenen, die Muskelplatten abgespaltet haben, lassen die ersteren nicht mehr aus ihrem Gewebe knorplige Wirbelanlagen hervorgehen, wie es bei den übrigen Urwirbeln der Fall ist, sondern sie wandeln sich in jene aus weicherem Gewebe bestehende Umgebung der Chorda um, welche oben bei der Betrachtung der histologischen Beschaffenheit des Schwanzes bereits beschrieben wurde. Dadurch dass unter dem vierten Caudalwirbel die Anlage knorpeliger Wirbel unterblieb, wurde natürlich auch die spätere Bildung knöcherner Wirbel hintangehalten, und es war damit das weitere Schicksal des Schwanzes entschieden. Derselbe würde, wenn der Embryo am Leben geblieben wäre, niemals Hartgebilde d. h. eine Fortsetzung der knöchernen Wirbelsäule haben enthalten können, sondern er würde einen rein häutigen Fortsatz der Oberfläche dargestellt haben.

Das Schwinden der Chorda unterhalb des Steißbeins in dem zum Schwanze führenden Verbindungsstrang scheint mir ganz besonders für die Rückbildung des Schwanzes zu sprechen.

Wäre der Embryo einige Wochen älter gewesen, so würde sich wahrscheinlich auch im Schwanze keine Chorda mehr haben nachweisen lassen, und wir wären dann um dieses sichere Kriterium gekommen, welches die einstigen Beziehungen des Schwanzes zur Wirbelsäule außer allen Zweifel stellt.

Die Reduktion des Schwanzinhaltes bedingt natürlich einen Stillstand in dessen äußerer Entfaltung. Derselbe würde im Ver-

hältnis zu dem Wachsthum des Embryo, an demselben nicht Theil nehmend, in späterer Zeit einen immer kleineren Anhang des embryonalen Leibes gebildet, ja sich vielleicht beim Neugebornen vollständig verloren haben.

Fassen wir das Gesagte nochmals kurz zusammen. Der eben beschriebene Fall stellt eine in der frühesten Zeit des embryonalen Lebens entstandene Rückschlagsbildung dar. Sie beruht auf einer stärkeren Entwicklung des hinteren Körperendes, welche durch eine größere Zahl von Urwirbeln und einer dieser entsprechenden Verlängerung der Chorda und des Medullarrohrs bedingt ist. Dadurch jedoch, dass die Urwirbel des Schwanzes nicht die Bildung bleibender Wirbel anbahnten, trat eine Correktion, eine Rückkehr zum normalen Bildungsgange ein, d. h. das Zustandekommen eines knöchernen Schwanzes wurde unmöglich gemacht.

Erlangen, im August 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1. Der Embryo mit Nabelstrang und Placenta in natürlicher Größe. Die Oberschenkel sind gegen den Unterleib zu gebeugt, um den Schwanz zur Ansicht zu bringen. Der an der Basis derselben beginnende von Fleischmann gegen den Rücken zu gemachte Schnitt ist absichtlich weggelassen.

Fig. 2. Ein Theil des Embryo; natürliche Größe. Bauchdecke mit Nabelstrang nach unten geschlagen.

S Schwanz.
C Clitoris.
LN Linke Nymphe.
B Blase.
N Nabelstrang.
D Darm.
O Ovarium.
E Eileiter.
U Uterus.
RM Rundes Mutterband.

Fig. 3. Äußere Geschlechtstheile des Embryo, von unten vorn und rechts betrachtet; zweifache Vergrößerung.

GL Große Schamlippen.
RN Rechte Nymphe.
LN Linke Nymphe.
VV Vestibulum vaginae.
AO Analöffnung.
C Clitoris; an ihrer Spitze die Glans clitoridis.
S Schwanz.

Fig. 4. Rückseite des Embryo; natürliche Größe. Die untersten Rückenwirbel, die Lumbal-, Sacral- und Caudalwirbel freigelegt.
LB Letzter Brustwirbel.
LR Letzte Rippe.
LL Letzter Lendenwirbel.
D Darmbein.
K Kreuzbein (der durch die Bogen der Sacralwirbel gehende Schnitt ist nicht gezeichnet).
HS Hiatus sacralis.
SV Strangförmige Verlängerung der Wirbelsäule.
S Schwanz.

Fig. 5. Beckengegend des Embryo von der Rückseite; zweifache Vergrößerung. Der Sacralkanal durch eine breite Längsspalte von hinten her eröffnet.
LL Letzter Lendenwirbel.
ES Erster Sacralwirbel.
LS Letzter Sacralwirbel.
EC Erster Caudalwirbel.
LC Letzter Caudalwirbel.
D Darmbein.
SV Strangförmige Verlängerung der Wirbelsäule.
S Schwanz.

Fig. 6. Querschnitt durch die strangförmige Verlängerung der Wirbelsäule, Hartnack Oc. III Syst. 4.
C Centrales weicheres Gewebe mit einer Reihe von querdurchschnittenen Blutgefäßen.
P Peripheres dichteres Gewebe, worin viele rundliche Querschnitte von quergestreiften Muskelfasern.

Fig. 7. Querschnitt durch den Anfangstheil des Schwanzes. Hartnack Oc. III Syst. 4; bei eingeschobenem Tubus gezeichnet.
Ch Chorda dorsalis.
C Centrales Gewebe, in welchem die Chorda verläuft.
P Peripheres dichteres Gewebe mit zahlreichen rundlichen Querschnitten quergestreifter Muskelfasern.
VM Ventraler Muskel.
M Querdurchschnittene Muskelbündel.
U Unterhaut.
Cu Cutis.
G Gefäße der Cutis.

Fig. 8. Das letzte $1^1/_4$ mm lange Endstückchen des Schwanzes. Hartnack Oc. III Syst. 5.

Fig. 6.

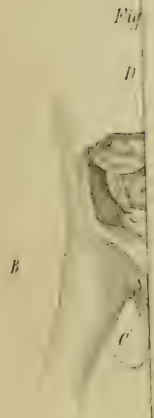
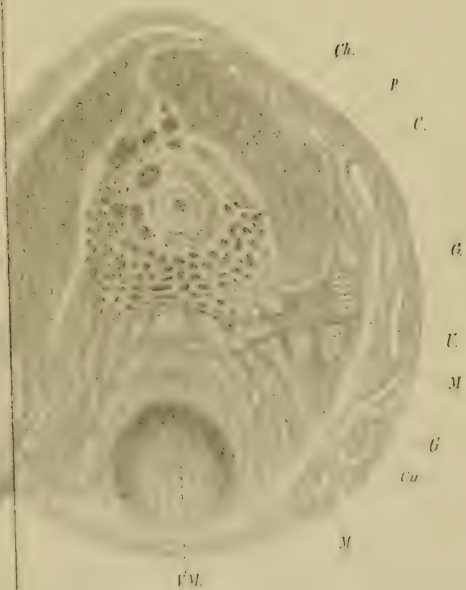
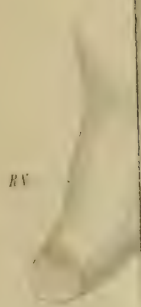


Fig. 7.





Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

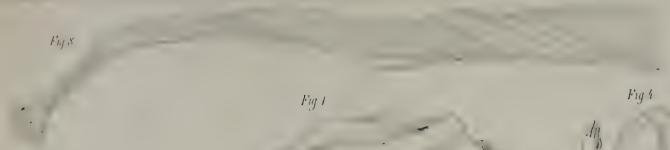


Fig. X

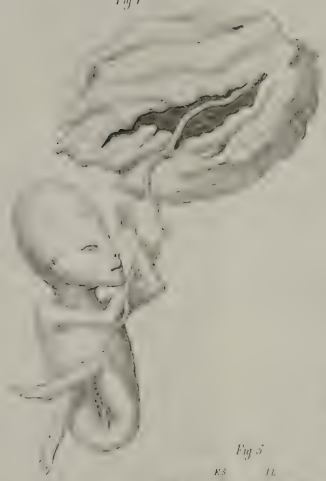


Fig. 1

Fig. 2

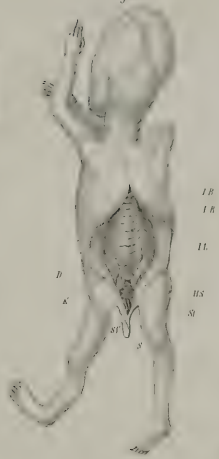


Fig. 4

Fig. 6

Fig. 3

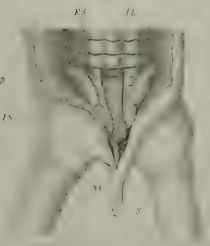


Fig. 5

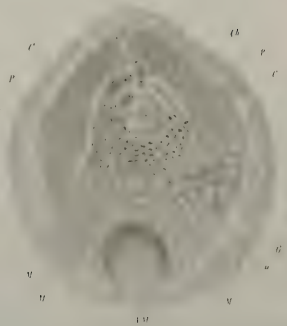


Fig. 7

Über das Skelett der hinteren Gliedmafse der Ganoidei holostei und der physostomen Knochenfische.

Vorläufige Mittheilung

von

M. v. Davidoff,
Assistent am zool. Institut zu Heidelberg.

Die Untersuchung des Skelettes der hinteren Gliedmaße der Ganoidei holostei, verbunden mit vergleichend anatomischen Hinweisungen auf den gleichnamigen Skeletttheil einiger physostomen Knochenfische, ergab nicht uninteressante Resultate, welche ich hier meinen Fachgenossen kurz mittheilen will. Die eigenthümliche Stellung, welche die Ganoiden im System der Fische einnehmen, von welcher schon Joh. Müller sagt, dass sie »mitten zwischen die Knochenfische und Plagiostomen« fällt[1], ließ hoffen, dass gerade hier eine Verbindung zwischen den Knochenfischen und Selachiern zu suchen sei. Meine in diesem Jahrbuche (Bd. V, Heft 3 veröffentlichte Arbeit zeigte indessen, dass das Becken der Sturionen sich nur von Formen ableiten lasse, welche als Vorfahren sämmtlicher Gnathostomen zu beurtheilen seien. Indem nun die Knorpelganoiden in Bezug ihrer hinteren Gliedmaße eine Seitenrichtung eingeschlagen, und so eine den Selachiern gleichwerthige Stellung einnahmen, entstand die Frage, wie sich in dieser Beziehung die Ganoidei holostei verhalten: sind sie von den Sturionen oder von den Selachiern abzuleiten?

[1] Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden, Abhandlungen der Berliner Akad. 1846. pag. 146.

Von den untersuchten Gattungen, nämlich Polypterus bichir. Amia calva und Lepidosteus osseus, wichen die beiden letztgenannten Gattungen in so unwesentlichen Punkten von den Physostomen ab, dass sie die Lösung der aufgeworfenen Frage in keiner Weise förderten. Anders verhielt sich Polypterus.

Um nun eine kurzgefasste anatomische Beschreibung zu geben, sei hier erwähnt, dass das Skelett der Hintergliedmaße bei Amia und Lepidosteus aus einem langen, an seinen beiden Enden meist verbreiterten Knochen, dem »Beckenknochen« der Autoren[1], besteht, welcher mit demjenigen der anderen Seite vorn in einem spitzen Winkel zusammentrifft, wobei der linke vom rechten theilweise überlagert wird. Bei Polypterus hingegen hängen die beiden »Beckenknochen« vorn vermittels eines sehr dünnen, platten Knorpelstückchen zusammen, welches in der Mittellinie eine deutliche Trennung in zwei Hälften aufweist[2]. Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass die beiden »Beckenknochen« mit dem eben erwähnten Knorpelstückchen etwas beweglich verbunden sind, welche Thatsache Letzteres nicht ohne Weiteres als eine einfache Epiphyse zu beurtheilen erlaubt. Das Hinterende des »Beckenknochens« stellt bei Amia und Lepidosteus einen Gelenkkopf dar, während dasselbe bei Polypterus mächtig verbreitet erscheint und an seinem medialen hinteren Winkel einen medianwärts ragenden stumpfen Fortsatz besitzt, welcher von dem anderseitigen nur durch das in der Mittellinie sich findende Septum[3] getrennt ist. Bei Amia und Lepidosteus trägt ferner das Hinterende des »Beckenknochens« mehrere (3—4), theilweise verknöcherte Knorpelstückchen, welche sich bei Polypterus zu vier ansehnlichen, von außen nach innen an Größe zunehmenden Knochen, den »ossa metatarsalia« der Autoren, gestalten. Zwischen ihren distalen Enden tragen sie kleine rundliche Knorpelstücke, welche ganz die Beschaffenheit der den Radien ansitzenden Endgliedstückchen der Selachier haben.

---

[1] Cuvier, Geoffroy St. Hilaire, Agassiz, Joh. Müller, Stannius, Dumeril etc.

[2] Dieses Knorpelstück ist von Thacher übersehen worden. Er giebt eine Verbindung der beiden Knochen vermittels Bindegewebe an. Trans. of the Connecticut Acad., Vol. IV. 1877.

[3] Sieh meine erwähnte Arbeit. pag. 455.

Aus einigen später zu erörternden Gründen, namentlich aber aus der Vergleichung der hierher gehörigen Muskeln, ergab es sich nun, dass die vier dem »Beckenknochen« ansitzenden, bei Amia und Lepidosteus sehr verkümmerten Stücke den Radien der Selachier homolog sind; der s. g. Beckenknochen aber dem Basale metapterygii entspricht; während das eigentliche Becken durch das mediane Knorpelstück von Polypterus repräsentirt ist, aber sowohl bei Amia als auch bei Lepidosteus vollständig fehlt.

Vergleicht man nun das Skelett der hinteren Gliedmaße einiger physostomen Knochenfische (Alausa, Salmo, Trutta, Barbus etc. mit demjenigen der Knochenganoiden, so vereinigt dasselbe in sich Eigenschaften, welche auf die drei genannten Gattungen der Ganoidei holostei vertheilt sind. Es stimmt mit Amia und Lepidosteus im Fehlen des eigentlichen Beckens und in der mächtigen Reduktion der Radien überein. Mit Lepidosteus hat es die Ausbildung verschiedener, durch Muskelinsertionen am Basale metapterygii entstandener Cristae gemeinsam. Dem von Polypterus gleicht es durch die, hier noch weiter gehende Ausbildung des medialen, am hinteren Ende des Basale sitzenden Fortsatzes, welcher bei den Physostomen mit demjenigen der anderen Seite namentlich bei den erwachsenen Individuen meistens vermittels Bindegewebe fest verbunden erscheint.

Die Untersuchung läuft somit zu dem Ergebnis, dass sowohl die physostomen Knochenfische als auch Amia und Lepidosteus in Bezug auf ihre hintere Gliedmaße sich durch Polypterus mit den Selachiern verbinden lassen. Polypterus repräsentirt demnach eine Zwischenstufe, welche durch den Besitz eines zwar sehr reducirten Beckens, aber noch wohlausgebildeter Radien ausgezeichnet ist. Bei den Physostomen, wie bei Amia und Lepidosteus fehlt das eigentliche Becken, während die Radien in verschiedenen Stufen der Reduktion sich auch bei den Physostomen noch nachweisen lassen. *Also der bei den Ganoidei holostei und den Physostomen* (wahrscheinlich auch bei den übrigen Ordnungen der Knochenfische) *allgemein als »Beckenknochen« bezeichnete Skelettheil entspricht nicht dem Becken der Selachier, Sturionen, Amphibien und der amnioten Wirbelthiere, sondern dem Basale metapterygii der Selachier*, wodurch auch das Fehlen eines dorsalen als Ilium zu deutenden Abschnittes des Gliedmaßenskelettes bei den Knochenganoiden und Knochenfischen vollständig

erklärt wird. Wenn also die Sturionen einen Seitenzweig bilden, so lassen sich die Knochenganoiden, Physostomen und die übrigen Knochenfische durch Polypterus in direkter Linie von den Selachiern ableiten, oder bei Polypterus hat sich noch eine Einrichtung erhalten, welche die Verknüpfung des Verhaltens der Hintergliedmaße der Selachier mit jenen der übrigen Ganoiden und den Teleostiern möglich macht.

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren.

Von

Dr. A. Rauber,
ao. Prof. in Leipzig.

Zweiter Abschnitt.

Über Achsenvermehrung.

Mit Tafel VII—X und 7 Figuren in Holzschnitt.

Gleich wie der erste Abschnitt dieser Abhandlung nur die höheren Grade des Form-Defektes in sein Bereich gezogen hat, während eine Untersuchung der geringeren Grade schon aus dem Grunde unterbleiben konnte, weil dieselben in ihrer Entstehungsweise viel besser erkannt sind, so übergeht auch der folgende Theil die geringeren Grade excessiver Bildung und beschäftigt sich mit der Vermehrung der Leibesachsen, d. i. mit der Vermehrung der individuellen Centra selbst. Lässt sich schon der Frage der Polydactylie, Polymastie u. s. w., in so fern der Erklärungsgrund für überzählige Organe und Organtheile gesucht werden soll, ein ganz bestimmtes Interesse nicht absprechen, so haben doch die mit mehrfachen Leibern ausgestatteten Wirbelthiere von alter Zeit her die ganz besondere Aufmerksamkeit erregt. Man kann fragen, ob man sich nicht eines Hilfsmittels der Erklärung entschlagen werde, wenn jene geringeren Grade unberücksichtigt bleiben. Sie sind aber verhältnismäßig so wohl bekannt, dass sie für den Fall des Bedürfnisses jeden Augenblick bereit stehen, herangezogen zu werden.

Welches aber ist der innere Grund, welcher die mehrleibigen Monstra dem Formdefekt gegenüber zu stellen und innerhalb des

Rahmens embryonaler Formstörung zu behandeln gestattet? Wenn auch nach der üblichen Auffassungsweise ein Zweifel hierüber nicht zu bestehen scheint, so ist gleichwohl die Frage eine berechtigte. Wurde doch schon im Vorausgehenden kurz angedeutet, dass gerade die höchsten Grade der Verdoppelung, insbesondere bei den Säugethieren und dem Menschen, völlig normale Produkte liefern, welche mit einer Formstörung in Nichts zu thun haben. Sie sind als aus einer Dotterkugel, in einem Ei sich entwickelnde Zwillinge bekannt. Auch unter den durch sogenannte Verwachsung mit einander zusammenhängenden Doppelbildungen, die allgemein zur Reihe der Monstra gerechnet werden, giebt es gerade vom Menschen eine genügende Zahl, um zu beweisen, dass die individuelle Existenz durch die Komplikation mit einer Monstrosität nicht mit Nothwendigkeit frühzeitigem Untergang verfallen sei. Was man hier Formstörung nennt, könnte zwar als eine solche aufgefasst werden im Blick auf ein von Anfang an einfaches, oder auf ein erst nachträglich durch den natürlichen Entwicklungsvorgang völlig isolirtes Individuum, müsste es aber nicht nothwendig sein in Beziehung auf das Doppelindividuum selbst, welchem eben die von ihm innegehabte Form als eine normale und naturgemäße zukäme.

Für gewöhnlich macht man es sich ja sehr leicht mit der Beurtheilung der mehrleibigen Monstra. Sie werden als Bildungen, welche mehr besitzen, als ein Einzelindividuum, derjenigen Reihe als Gegensatz gegenüber gestellt, welche dadurch charakterisirt ist, dass ihre Bildung unvollständig, defekt ist. Dem Mangel ist allerdings das Übermaß entgegenzusetzen, letzteres aber würde sich zunächst nur als Vergrößerung, als Riesenbildung offenbaren. Über das Verhältnis von Übermaß zur Vermehrung besteht nicht ohne Weiteres vollständige Klarheit. Riesenbildung pflegt ohne Organvermehrung stattzufinden; Achsenverdopplung andrerseits bedarf keines Überschusses an Eimaterial, um zur Erscheinung gelangen zu können: ein Keim, der an Masse einen anderen Keim nachweisbar nicht übertrifft, kann zu einer Doppelbildung sich entwickeln. Ihrem Ursprunge nach ist die Achsenvermehrung auf einem ganz anderen Boden zu suchen, als auf dem des Materialüberschusses und sie stellt demgemäß in Bezug auf mangelhafte Entwicklung kein einfaches Gegenüber dar, sondern ist nach eigenen Normen zu beurtheilen.

Obwohl dem aber so ist und obwohl auf Grundlage einer Achsenvermehrung mit deren höchster Vollendung völlig normale

isolirte Wesen ins Dasein gelangen können, was man bisher nicht allgemein anzunehmen pflegte, so neige ich mich dennoch dem durchgehends herrschenden Urtheile und Gebrauche in so weit zu, sie unter die Formstörungen wenigstens äußerlich aufzunehmen und mit ihnen zu behandeln; aus folgenden Gründen. Achsenvermehrung, partielle oder totale; gelangt im Verhältnis zur einfachen Bildung, wie eine Zusammenstellung ergeben wird, so überaus selten zur Ausbildung, dass man deutlich erkennt, die Natur strebe bei der Erzeugung und Fortpflanzung aller in Frage kommenden Thierarten nicht nach Achsenvermehrung, sondern gebe der Hervorbringung einfacher Bildungen in hohem Maße den Vorzug. Ja die Art und Weise des Zustandekommens und ersten Auftretens der mehrfachen Achsen bildet durch sich selbst, wie wir sehen werden, häufig ein Hindernis ihrer Weiterentwicklung; ihre erste Anlage involvirt oft eine Gefährdung ihrer selbst. Viele Formen von Doppelbildungen dieser oder jener Klasse sind außerdem überhaupt nicht fähig, das individuelle Leben bis zum Reifezustand zu erhalten und sich fortzupflanzen. Mit dieser Behandlung unter den Formstörungen ist indessen die Frage über die morphologische Stellung und Bedeutung der mehrleibigen Monstra natürlich nicht gelöst, sondern es ist bloß eine äußerliche Verknüpfung hergestellt; es besteht vielmehr die Aufgabe, im Folgenden zur Lösung jener Frage beizutragen und die morphologische Stellung jener Bildungen zu untersuchen. Eine äußerliche Verknüpfung mit den einfachen Monstris lässt sich endlich auch noch in so fern rechtfertigen, als gerade bei den Mehrfachbildungen konkurrirende einfache Defekte selbst schwerster Art zu den häufigeren Vorkommnissen gehören.

A. Häufigkeit der Achsenvermehrung.

Brauchbare Angaben über die Häufigkeit einer Verdoppelung oder Verdreifachung der Leibesanlagen finden sich nur aus den Klassen der Knochenfische und Vögel vor. Über die Säugethiere fehlen bestimmtere Erfahrungen. Auch die in andrer Hinsicht so genauen Erhebungen über die den Menschen betreffenden Fälle sind für unsern Zweck nicht anwendbar. Denn es müsste außer den eigentlichen Monstris einmal die Zahl aller in einem Chorion eingeschlossenen normalen Zwillinge, sodann aber auch die Zahl aller während derselben Zeit geborenen sogenannten Acardiaci bekannt

sein. Erstere Zahl wird sich aber nur schwer mit einigem Grade von Zuverlässigkeit erreichen lassen.

Zwei von einer Eischale umschlossene Dotter, ein bei Vögeln nicht allzu seltener Fall, sind in dieser Hinsicht selbstverständlich anzusehen wie zwei Eier; denn als Ei gilt der von der Dotterhaut umhüllte Dotter. Jene zwei Dotter befinden sich nur in ungewöhnlicher Nähelage.

Es sei gestattet, zunächst über die von mir im verflossenen Winter gemachten Erfahrungen zu berichten. Aus einer früher gegebenen Zusammenstellung über ältere Litteraturangaben werde ich sodann die Hauptergebnisse anschließen.

Unter 4745 Eiern von Knochenfischen, welche künstlich befruchtet worden und zur Entwicklung gelangt waren, fand ich 17 Fälle von Duplicität und 1 Fall von Triplicität der Leibesanlagen; zusammen also 18 Fälle von Achsenvermehrung. Zufolge der angewandten Untersuchungsmethoden und da nur frühe Stadien erstrebt wurden, glaube ich keinen Fall übersehen oder durch Absterben verloren zu haben. Dieselben vertheilen sich auf die verschiedenen Species in folgender Weise.

2473 Eier vom Lachs (Salmo salar) ergaben 6 Doppelbildungen. Diese 2473 Eier gehören jedoch nicht sämmtlich einer und derselben Befruchtung und Mutter an; vielmehr sind sie aus 5 verschiedenen Befruchtungen zusammengesetzt.

Die erste Gruppe,	mit	334	Eiern,	lieferte	2	Fälle	von	Doppelbildung.
- zweite	-	280	-	-	0	-	-	-
- dritte	-	427	-	-	1	-	-	-
- vierte	-	510	-	-	2	-	-	-
- fünfte	-	922	-	-	1	-	-	-

1298 entwicklungsfähige Eier vom Salmling (Salmo salvelinus) lieferten gleichfalls 6 Doppelbildungen. Sie bestehen aus drei Gruppen.

Die eine Gruppe,	mit	364	Eiern,	ergab	2	Doppelbildungen.		
- zweite	-	433	-	-	1	-		
- dritte	-	501	-	-	3	-		

974 entwicklungsfähige Eier der Forelle (Salmo fario) lieferten 5 Doppelbildungen und 1 Dreifachbildung.

Sie bestehen aus drei Gruppen.

Die eine Gruppe, mit 295 Eiern, hat 4 Doppelbildungen,
- zweite - - 303 - - keine -
- dritte - - 376 - - 1 Doppel- und 1 Dreifachbildung.

Was schon früher von mir gemachte Beobachtungen betrifft, so hatte ich unter etwa 200 Eiern der Forelle 4 Doppelbildungen erhalten: alle lagen, zur Zeit als sie bemerkt wurden, noch innerhalb der Dotterhaut; doch war das Dotterloch (die Keimpforte) bereits geschlossen und die Länge des freien Schwanztheiles betrug $^1/_4$ bis $^1/_5$ der ganzen Körperlänge. Unter 200 anderen, einer etwas späteren Entwicklungsstufe angehörigen, aber noch immer in der Dotterhaut befindlichen Embryonen derselben Art war keine Doppelbildung vorhanden; eben so wenig unter 600 schon ausgeschlüpften oder dem Ausschlüpfen nahen Embryonen.

Unter 325 entwicklungsfähig gewesenen Eiern einer Befruchtung vom Hecht erhielt ich 1 Doppelbildung auf der Stufe der noch offenen Keimpforte. Die beiden von v. Baer[1] beschriebenen Doppelbildungen des Barsches hatten sich in einer kleinen Quantität Laich von 30 — 40 Eiern vorgefunden. Von Embryonen des Cyprinus Blicca schälte v. Baer mehr als 100 aus der äußeren Eihaut und durchsah über 3000 in verschiedenen Stufen der Ausbildung innerhalb dieser äußeren Haut, durch welche hindurch die Embryonen sich sehr gut betrachten lassen. Die Zahl derer, die er in lebhafter Bewegung beobachtete, wobei er die Doppelbildung nicht leicht übersehen zu können glaubte, schätzt er auf etwa 2000. Die Zahl der in verschiedenen Ausbildungsstufen unter dem Mikroskop ferner beobachteten Barsch-Embryonen betrug etwa die Hälfte der von Cyprinus Blicca untersuchten, doch war ihm ein doppeltes Individuum nicht wieder vorgekommen.

Die Beobachtungsreihe von Valentin[2] betrifft Embryonen des Hechtes. Unter 917 ausgeschlüpften Hechten fanden sich 6 Doppelbildungen.

Mit sehr großen Zahlen arbeiteten Coste und Lereboullet. Coste[3] untersuchte während mehrerer Jahre Embryonen der Bachforelle, der Seeforelle, des Lachses und Ritters auf Doppelbildungen und fand unter 400 000 in seinen Apparaten und unter seinen

[1] v. Baer, Mémoires de l'Academie imp. de St. Pétersbourg, 1845.
[2] Valentin, Archiv für physiologische Heilkunde, 1851.
[3] Coste, Comptes rendus, T. 40, 1855.

Augen ausgeschlüpften Embryonen mehr als 100 Doppelmonstra. Über die Zahl der vor dem Ausschlüpfen zu Grunde gegangenen Doppelfische fehlt jeder Anhalt. Der Procentsatz der auf diese Weise der Wahrnehmung entzogenen Monstra ist aber nach Lereboullet's und meinen eigenen Erfahrungen groß genug, um für die Beurtheilung in das Gewicht zu fallen.

Lereboullet[1] beobachtete in einer durch eine Preisfrage angeregten Untersuchung unter 203 962 (Näherungszahl) Hecht-Eiern 255 Doppelmonstra. Unter diesen befinden sich 33 Fische mit einem einzigen Kopfe und Schweife und einem scheinbar doppelten Mittelkörper. Da letztere Form in Wirklichkeit keine Doppelbildung, sondern eine Hemmungsbildung, einen von mir sogenannten Hemididymus darstellt, so bleiben noch 222 Doppelbildungen. Es ist hervorzuheben, dass die meisten dieser Fälle auf früher Entwicklungsstufe, beginnend mit der Zeit des sich zum Verschlusse anschickenden Dotterloches, also mit dem 3. auf den 4. und die folgenden Tage der Bebrütung, gesehen worden sind. Zwei unter diesen Mehrfachbildungen waren Tripelmonstra. Aber auch jene Zahl von 222 auf 203 962 Eier, 1 auf rund 920 Eier, hat nur die Bedeutung eines Minimum. Lereboullet selbst hebt hervor, dass, wenn man auch nicht die Gesammtzahl aller Eier, sondern die Zahl der wirklich befruchteten Eier zu Grunde legt, von diesen noch eine sehr große Menge zu Grunde ging und dass auch unter diesen letzteren Doppelbildungen gewesen sein können. Im Übrigen zeigen die einzelnen Befruchtungen sehr große Schwankungen des Inhaltes an Doppelbildungen, ganz in Übereinstimmung mit den von den übrigen Beobachtern gemachten Erfahrungen.

Es fehlt ein bestimmter, regelmäßig wiederkehrender Procentsatz der Produktion von Mehrfachbildungen, dies geht aus den angegebenen Zahlenwerthen deutlich hervor. Eine Befruchtung ergiebt eine hohe, die andre nur eine sehr niedrige Verhältniszahl. Die Ursache ihrer Produktion ist demgemäß auch nur von einer unregelmäßigen Wirksamkeit, sei dieselbe nun in einer Prädisposition des einen oder des anderen Zeugenden, d. h. in einer besonderen Konstitution der Eier oder des Sperma, oder in Besonderheiten des Befruchtungsvorganges selbst enthalten. Hierauf wird erst an späterer Stelle Rücksicht zu nehmen sein.

---

[1] Lereboullet, Annales des sciences naturelles. IV. Série, Zoologie, T. 20, pag. 177; V. Série, T. 1, pag. 260.

Wenden wir uns für jetzt noch zur Betrachtung der Häufigkeit der genannten Bildungen beim Hühnchen. Obwohl von demselben eine große Reihe von Fällen aus früher Entwicklungszeit bekannt ist, so waren doch bis auf die jüngste Zeit statistisch verwerthbare Angaben nicht vorhanden. Diese Lücke ist durch Dareste[1] in befriedigender Weise ausgefüllt worden. Unter ungefähr 10000 künstlichen Bebrütungen des Hühnchens beobachtete derselbe 40 Mehrfachbildungen, darunter 2 Tripelembryonen, die übrigen Doppelbildungen. Es trifft also hier 1 Doppelbildung auf etwa 250 einfache Embryonen, 1 Tripelembryo auf 19 Doppelbildungen.

Panum[2] hatte Gelegenheit, 67 Hühner- und 3 Gänse-Eier mit doppeltem Dotter 2—9 Tage lang zu bebrüten; diese entsprechen 140 Eiern. Unter 70 mindestens Entwicklungsspuren zeigenden Dottern befand sich einer, welcher einen Doppelembryo trug.

B. Neue Beobachtungen.

Nachdem es passend erschienen war, schon zu Anfang bestimmte Vorstellungen über die Häufigkeit der mehrleibigen Monstra zu ermöglichen, ist es nunmehr am Platze, den Blick auf das neue Beobachtungsmaterial selbst zu lenken und den verschiedenen Formen, in welchen die Achsenvermehrung sich geltend macht, mit allen ihren Besonderheiten die Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Das Material, auf dessen Erwerbung meine Bemühungen ausgegangen waren, sollte vor Allem Aufschluss geben über den Formenreichthum, in welchem das erste Auftreten der Mehrfachbildungen erfolgt, so wie über die Art und Weise des ersten Auftretens der vermehrten Embryonalanlagen selbst. Es war also das Stadium der vorderen Embryonalanlage, über dessen Beginn und Ablauf die Untersuchung sich in erster Linie erstrecken musste. Hierüber lagen selbst bei den Knochenfischen nur sehr dürftige und unzureichende Beobachtungen vor. War einmal bei den Knochenfischen in bestimmter Weise der Nachweis geliefert, welche Erscheinungsreihe eine Keimscheibe biete, auf welcher gerade die ersten bemerkbaren Spuren mehrfacher Embryonalanlagen hervortreten, so konnte man nicht bloß die Vollendung der vorderen zu den totalen Embryonalanlagen in das Auge fassen, sondern es fiel von den Kno-

[1] Dareste, Production artificielle des monstruosités, pag. 302.
[2] Panum, Untersuchung über die Entstehung der Missbildungen. pag. 214.

chenfischen aus sofort auch ein bedeutsames Licht auf die ähnlichen Vorkommnisse bei den übrigen Klassen der Wirbelthiere, mochten letztere sich nun durch ihre normale Entwicklungsgeschichte mehr oder weniger von dem Typus der Knochenfische entfernen. War nur die normale Entwicklungsgeschichte der übrigen Klassen in genügender Vollkommenheit bekannt, so konnte es nicht schwer fallen, die richtigen Anknüpfungspunkte für ihre Mehrfachbildungen zu finden und sie der Beobachtung selbst zugänglicher zu machen, wo letztere noch Lücken aufzuweisen hat.

Über das Stadium der vorderen Embryonalanlage vermag ich nun eine sehr vollständige, vielleicht erschöpfende Reihe von Fällen vorzulegen. Erst als ich über dieses Stadium eine genügende Reihe gesammelt hatte, wendete ich auch der mittleren und totalen Embryonalanlage so viel Material zu, als zweckmäßig erschien. Aus späterer Entwicklungsstufe, der Zeit des Ausschlüpfens oder noch darüber hinaus, habe ich 2 Hauptformen desshalb unter die Abbildungen aufgenommen, um durch sie den endlichen Ablauf zu vergegenwärtigen.

Mehrere der neu erhaltenen 18 Mehrfachbildungen, welche sämmtlich auf den beigegebenen Tafeln vergrößert abgebildet sind, wurden in mikroskopische Schnitte zerlegt, um über die Art des Zusammenhangs vollständig unterrichtet zu werden; einige der erhaltenen Schnitte sind gleichfalls abgebildet worden.

Vom Hühnchen habe ich zwei neue Fälle von Doppelbildung aufgenommen, den einen aus früher Entwicklungszeit, die der Stufe des noch überall offenen Medullarrohrs entspricht, den andern vom 4. zum 5. Bebrütungstage, mit zum Theil noch offenen Kiemenspalten und vorderer Verwachsung.

Wenn nun auch viele der zu beschreibenden Mehrfachbildungen die frühesten Stufen darstellen, auf welchen überhaupt solche unter den Wirbelthieren bis jetzt beobachtet worden sind, so darf man dennoch nicht vergessen, dass dem Stadium der vorderen Embryonalanlagen noch eine Stufe vorausgeht, welche den Plan der Mehrfachbildung bereits in der Anordnung des Zellenmaterials enthält, ohne dass diese Anordnung sich äußerlich in zuverlässiger Weise ausprägen könnte. Der Punkt, von welchem hier ausgegangen werden muss, ist die Befruchtung. Die Untersuchung bis zu diesem Punkte zurückzutreiben, lag nicht in meiner nächsten Absicht. Das Studium der normalen Befruchtung, während dessen Anomalien unge-

sucht in Menge sich darbieten, wird allmählich auch hierin Licht zu verbreiten haben, vor Allem bei Wirbellosen.

I. Doppelmonstra vom Lachs.

Erster Fall. Fig. 4 Tafel VII. 10 Tage nach künstlicher Befruchtung.

Dieser wie die folgenden Fälle sind bei auffallendem Lichte mit dem Prisma gezeichnet. $^{12}/_{1}$.

Zur Vergleichung der bereits geschehenen Ausbreitung der Keimscheibe, welche beide vordere Embryonalanlagen trägt, mit einem Keime, welcher sich am Ende der Furchung befindet und seine Ausbreitung über die Dotterkugel noch nicht begonnen hat, findet sich ein solcher Keim in Fig. 1 bei 12facher Vergrößerung dargestellt. Zur Veranschaulichung der Größe der Dotterkugel ist dieselbe in Fig. 9 (*d*) bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Das Ei, welches die doppelte vordere Embryonalanlage trägt, besitzt normale Gestalt und den gewöhnlichen Durchmesser von Lachs-Eiern, gegen 7 mm. Die Keimscheibe, die in der Figur allein gezeichnet ist, bedeckt erst einen kleinen Theil der großen Kugeloberfläche; der Durchmesser der Keimscheibe, in der Ebene des Keimrings gemessen, beträgt nämlich erst nahezu $3^1/_2$ mm zwischen den entferntesten Punkten. Keimring (*r*) und dünne Mittelscheibe (*m*) sind deutlich wahrnehmbar. An genau entgegengesetzten Stellen des Keimrings, die also 180 Grad aus einander liegen, erstrecken sich die beiden vorderen Embryonalanlagen in die dünne Mittelscheibe hinein. Beide sind nahezu gleich beschaffen und zeigen je die gewöhnliche Form der ersten Kopfanlage eines Lachs-Embryo. Die Konjunktion ihrer beiden symmetrischen Seitenhälften ist in der Anlage II bereits weiter vorgerückt als in der Anlage I. Beide, insbesondere die Anlage II, besitzen einen kräftig ausgeprägten Haken (*u*) entsprechend ihrem hinteren Rande. Die vorderen Spitzen beider Anlagen stehen in gerader Linie gemessen $^{13}/_{12}$ mm von einander ab, ungefähr eben so viel, als die Länge jeder Anlage beträgt. So wohlbeschaffen beide Anlagen erscheinen, so fallen sie doch durch ihre kleinen Dimensionen auf. Man vergleiche sie in dieser Beziehung nicht nur mit den übrigen Figuren derselben Tafel, sondern insbesondere auch mit der einfachen vorderen Embryonalanlage Abschnitt I, Taf. XXXIX Fig. 1, welche ein Beispiel von keineswegs ungewöhnlich starker Ausbildung darstellt.

Zweiter Fall. Fig. 5. $^{12}/_{1}$. 12 Tage n. B.

Die Ausbreitung der Keimscheibe über die Dotterkugel ist, wie ein Blick auf die Figur lehrt, weiter gelangt, wie im vorhergehenden Fall. Da die Aufnahme der Figur von einem senkrecht zur Ebene des Keimrings gelegenen Punkte aus erfolgte, so erscheinen beide Embryonalanlagen etwas kürzer, als sie wirklich sind; doch ist der Unterschied immerhin noch nicht erheblich. Die Konjunktion der Seitenhälften der Kopfanlage I ist gegenüber der Norm etwas verzögert. Derselbe Keimring trägt eine mangelhaft ausgebildete vordere Embryonalanlage II. Sie gehört ganz zu der Reihe, welche im vorigen Abschnitt untersucht worden ist. Wir haben demgemäß eine acephale Anlage in Verbindung mit einer normalen vor uns.

Die Anlage II besitzt im Ganzen die Gestalt einer horizontal liegenden Spindel, deren Spitzen in den Keimring auslaufen, dem auch der hintere konvexe Rand der Anlage angehört. Ein Haken ist nicht zur Ausbildung gekommen. Die ganze Platte ist niedrig und flach. Über ihre Mitte hin zieht eine gleichfalls spindelförmige Vertiefung. Die vorderen Spitzen beider Anlagen sind $^{31}/_{12}$ mm von einander entfernt. Die Einstellung ihrer Längsachsen geschieht in einem Winkel von ungefähr 160°, so dass man hier einen größeren von einem kleineren Keimringtheil (äußere und innere Zwischenstrecke) unterscheiden kann.

Dritter Fall. Fig. 6. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Die beiden vorderen Embryonalanlagen zeigen normale Ausbildung. Ihre Längsachsen schneiden sich eine geringe Strecke jenseits des Centrums der Keimscheibe. Beide besitzen einen wohlausgebildeten Uncus. Die zwischen den medialen Seitenhälften beider Anlagen gelegene Keimringstrecke (*i*) bildet eine nicht an Dicke, wohl aber an Breite den äußeren Keimring (*e*) übertreffende Platte, so weit es durch den Farbenunterschied deutlich werden kann. Der freie Rand der inneren Keimringstrecke ist zugleich schwach auswärts gebogen und unregelmäßig wellenförmig beschaffen. Die Haken sind $^{21}/_{12}$ mm von einander entfernt. Der Winkel, in welchem die beiden vorwärts konvergirenden vorderen Anlagen zu einander gestellt sind, beträgt etwa 45°.

Vierter Fall. Fig. 7. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Auf einer kleinen Keimscheibe befinden sich zwei verhältnis-

mäßig mächtige vordere Embryonalanlagen in großer Nähelage, so dass nur ein schmaler Streifen Blastoderm die beiden trennt. Beide Anlagen, deren eine eine tiefer ausgeprägte Medullargrube zu beiden Seiten der Rückenrinne erkennen lässt und zugleich etwas kräftiger entwickelt ist als die rechts gelegene, konvergiren vorwärts unter einem Winkel von 40°. Der Haken der Anlage I besitzt die Andeutung eines Zerfalles in zwei symmetrische Seitenhälften, theils durch eine leichte oberflächliche Depression, theils durch eine in der Fortsetzung der Rückenrinne gelegene Einkerbung seines Außenrandes. Die innere Keimringstrecke ist kurz, doch massig und etwas aufgeworfen. Ihr Außenrand ist vorwärts eingebogen. Diese Einbiegung wird etwas verdeckt durch einen aus dem Grunde des Keimlagers hervorquellenden Substanzstreifen (zunächst bei *i* sichtbar), der sich bei genauer Untersuchung als eine wulstförmige Verdickung des primären Entoderm erweist, selbst aber noch von der Deckschicht des Keimes bekleidet ist.

Fünfter Fall. Fig. 8. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Während in den bisher betrachteten Fällen die vorderen Embryonalanlagen sich von einander getrennt zeigen, und zwar durch den denkbar größten Zwischenraum (Fig. 1) bis zur fast unmittelbaren Berührung (Fig. 7), so hängen dieselben in diesem und dem folgenden Falle in steigendem Grade nicht nur mit einander zusammen, sondern es geschieht auch ihrer Vollständigkeit in erhöhtem Maße Abbruch.

Die Anlage II ist in ihren Dimensionen schwächer als die mit ihr verbundene und ragt mit ihrer vorderen Spitze etwas weniger weit in das dünne Mittelfeld vor. Der Zusammenhang beginnt schon in der Gegend der Augenblasen; eine zarte Längsfurche deutet daselbst die Trennung beider medialen Seitenhälften an. Die Rückenrinnen beider Anlagen haben beinahe parallelen Verlauf, der Haken ist beiderseits gut entwickelt. Dazwischen liegt die kurze, vorwärts eingebogene innere Keimringstrecke. Die Gegenwart einer solchen einfachen Einbiegung, die schon im vorhergehenden Falle bemerkt wurde und auch in einigen folgenden Fällen wiederkehrt, erklärt sich leicht. Denn da jeder Haken einen auswärts gerichteten Vorsprung bildet, so muss der zwischen zwei genügend genäherten Haken gelegene Rand eine Einbiegung mit vorderer Konvexität darstellen.

Sechster Fall. Fig. 9. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

In den bisherigen Fällen besitzen die Längsachsen der vorderen Embryonalanlagen eine deutlich ausgesprochene vordere Konvergenz (Fig. 4—7), und endlich Parallelität (Fig. 8) — im vorliegenden Falle erscheint nunmehr eine vordere Divergenz der beiden Anlagen, wie die Betrachtung ihrer Rückenrinnen belehrt. Der Verlauf der letzteren ist überdies nicht geradlinig, sondern bogenförmig und wenden beide Bogen ihre Konvexitäten einander zu. Die vordersten Enden beider Anlagen befinden sich in unserer Figur zweifellos bei *v*. Verfolgen wir von diesen beiden Stellen aus die symmetrischen Seitenhälften jeder Anlage rückwärts, so zeigt sich auch hier die Augenblasengegend als die Stelle, von woher die Verschmelzung anhebt. Beide lateralen Seitenhälften sind normal entwickelt, die medialen aber machen von jener Gegend an nur eine einzige zwischen den Rinnen gelegene Substanzplatte aus, welche sich rückwärts verschmächtigt und an Breite keine der lateralen Seitenhälften übertrifft. Sie gehört vielmehr beiden Anlagen in der Weise gemeinsam an, dass sie äußerlich als der ergänzende Theil einer jeden lateralen Seitenhälfte betrachtet werden kann. In der hinteren Fortsetzung dieser mittleren Platte findet sich der durch eine leichte Depression von ihr geschiedene, durch eine Randkerbe und von dieser ausgehende kleine Längsfurche in zwei Theile zerfallende Haken. Haben wir es in letzterem mit einem einfachen, in zwei Seitenhälften zerfallenden Gebilde zu thun, wie in dem Haken der Anlage I Fig. 7, oder mit zwei einfachen Gebilden, die sich nur in großer Nähelage befinden? Man wird sich mit größerer Berechtigung für letztere Annahme entscheiden müssen. Wenigstens scheint mir bei genauer Würdigung des normalen Ursprungs und der Bedeutung des Hakens aus der Betrachtung der vorliegenden Verhältnisse hervorzugehen, dass die lateralen Seitenhälften mit dem Keimring schon jetzt der Hauptmasse je eines Hakens den Ursprung geben, während die Mittelplatte nur wenig betheiligt ist. Bei fernerem Wachsthum endlich werden die beiden Haken nur zwei Hälften sein, von welchen je eine der Embryonalanlage ihrer Seite angehört. Auf die unmittelbar folgenden Entwicklungsstufen wird indessen an späterer Stelle im Zusammenhange Rücksicht zu nehmen sein. Wenden wir uns nunmehr, im Gegensatze zur Betrachtung frühester Stadien des Lachses, der Untersuchung zweier Formen fertiger Doppellachse zu, um vorläufig die letzten Endergebnisse kennen zu lernen.

Siebenter Fall. Fig. 2. $^5/_1$.

Die beiden Fischleiber zeigen im Wesentlichen normale Entwicklung; nur der Schwanztheil des unteren Fisches ist kürzer, als es der Norm entspricht. Die Längsachsen beider Körper laufen einander parallel. Kopf liegt dem Kopf, hinteres Leibesende dem hinteren Leibesende, Bauchfläche der Bauchfläche gegenüber. Der Dottersack ist schon sehr klein geworden, sein Inhalt zum größten Theil resorbirt. Im Zusammenhang damit liegen beide Leiber mit ihren Bauchflächen sehr dicht bei einander, nur mehr in einer Längsausdehnung von etwa $2^1/_2$ mm verbunden. Die Breite des Verbindungstheils ist eine noch geringere. Dieser Verbindungstheil ist ringsum, besonders deutlich auf der einen Körperseite, durch eine mittlere Furche oberflächlich in zwei Hälften geschieden, gleichsam zur Andeutung, nicht etwa der Entstehung dieser Doppelbildung durch Verwachsung zweier vorher getrennter Dotter und Keime, sondern einer fortschreitenden Isolirung und sich vorbereitenden vollständigen Trennung der beiden, früher jedenfalls in viel größerem Umfange des Dottersackes mit einander verbundenen Embryonen. Ob in der That eine vollständige Trennung erfolgt wäre, wenn der Doppelfisch länger gelebt hätte, ob überhaupt eine völlige Abschnürung in solchen Fällen möglich ist, muß zweifelhaft bleiben. Die Analöffnungen, weit vom Nabel entfernt und an normaler Stelle befindlich, sind an beiden Körpern deutlich erkennbar.

Über diesen und den folgenden Fall habe ich bereits in Virchow's Archiv, Bd. 74, berichtet. Erstere Doppelbildung befindet sich in der Sammlung des hiesigen zoologischen Instituts, wo sie mit anderen in Spiritus aufbewahrt wird. Ich verdanke der Güte des Herrn Geheimen Rathes Prof. Leuckart die wissenschaftliche Benutzung derselben.

Achter Fall. Fig. 3. $^1/_1$.

Diesen von Knoch beobachteten und abgebildeten Fall schließe ich hier an, da er in dieselbe Reihe von Doppelbildungen gehört, wie der vorhergehende, von welchen jedoch der eine Komponent in seiner Entwicklung zurückgeblieben ist und dadurch sich zu einem dem Dottersack aufsitzenden Parasiten umgestaltet hat. Das hintere Körperende des vollständig entwickelten jungen Lachses ist nach oben gerichtet. Auch der Körper des Parasiten ist gekrümmt und zwar ist die Konvexität der Krümmung nach der linken Seite des bewirthenden Embryo gerichtet. —

Die beschriebenen Doppelbildungen gehören, auch abgesehen von den beiden letzterwähnten, nicht einer und derselben Befruchtung an, worauf schon oben (Häufigkeit der Achsenvermehrung) hingewiesen wurde. Sie vertheilen sich vielmehr auf vier, mit Hinzurechnung der Fälle 7 und 8 auf sechs verschiedene Befruchtungen. Die erste Gruppe lieferte die Fälle 1 und 5, Figur 4 und 8; die zweite Gruppe lieferte Fall 4, Figur 7; die dritte Gruppe Fall 3 und 6, Figur 6 und 9; die vierte Gruppe Fall 2, Figur 5. Verschiedener Befruchtung gehören auch die Fälle 7 und 8, Figur 2 und 3 an.

Am deutlichsten zeigen die Ergebnisse der ersten Gruppe, Figur 4 und 8, dass eine und dieselbe Befruchtung den extremsten Formen der Doppelbildung den Ursprung geben könne; denn in Figur 4 liegen die vorderen Embryonalanlagen an entgegengesetzten Stellen des Keimrings, d. i. in einer Einstellung von 180°, während in Figur 8 die beiden Anlagen hart beisammen liegen und mit einander verschmolzen sind. In Figur 6 und 9, die dritte Gruppe ausmachend, treten keine so auffälligen, aber immerhin noch bemerkenswerthe Distanzen der Lagerung zu Tage.

II. Zwei- und dreileibige Forellen.

Taf. VIII Fig. 10—16, Taf. IX Fig. 25.

Die zunächst zu beschreibenden, in den Figuren 10—13 gegebenen Doppelbildungen gehören einer Befruchtung an und fanden sich unter 295 entwicklungsfähigen Eiern. Würde man diese Gruppe allein in das Auge fassen, so könnte leicht die Meinung entstehen, dass derselben Befruchtung ähnliche Formen der Verdoppelung entspringen: denn die Übereinstimmung der Lagerung ist allerdings eine um so auffallendere, als nicht weniger denn 4 Fälle daran betheiligt sind.

Erster Fall. Fig. 10. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Die Keimscheibe zeigt einen wohlgebildeten Keimring, von welchem zwei kleine, mit ihren hinteren Enden und medialen Hälften zusammenfließende vordere Embryonalanlagen ausgehen. Beide sind schwach ausgebildet und springen sowohl über die Fläche der Keimscheibe als auch gegen deren dünne Mittelscheibe nur wenig vor. Die beiden Anlagen divergiren vorwärts, in einem etwa 90° betragenden Winkel. Ein Haken ist nicht bemerkbar; der Keimring setzt

sich in gleichmäßiger Beschaffenheit auf die Stelle der Embryonalanlage fort.

Zweiter Fall. Fig. 11. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Die beiden vorderen Embryonalanlagen prominiren stark. Als ihre vorderen Spitzen sind die den Zahlen I und II der Figur zunächst liegenden Theile anzusprechen. Die vordere Divergenz beträgt etwa 90°. Die Verbindung beider Anlagen beginnt in der Augenblasengegend. Die Medullarrinnen erscheinen als breite Gruben. In der Richtung der Verbindungsachse beider Anlagen erhebt sich nach hinten ein beträchtlicher, in zwei Papillen auslaufender Haken. In Bezug auf dessen Beurtheilung gilt dasselbe, was bei der Doppelbildung des Lachses Fall 6, Fig. 9, angegeben wurde.

Dritter und vierter Fall. Fig. 12 und 13. 10 T. n. B.

Die Medullargruben beider vorderer Embryonalanlagen erscheinen besonders im Falle 4, Fig. 13, beträchtlich breit und tief; im Falle 3, Fig. 12, hat die Konjunktion beider Seitenhälften bereits Fortschritte gemacht. Beide Fälle zeichnen sich durch die Größe der Embryonalanlagen aus, die der Norm nicht nachsteht, und bilden in dieser Beziehung einen starken Gegensatz zu den Figuren 10 und 11 der beiden vorhergehenden Doppelanlagen. In Fall 4, Fig. 13, kommt noch ein sehr geringer Umfang der Keimscheibe hinzu, um das Bild zu einem eigenthümlichen zu gestalten. Als vordere Spitzen der Embryonalanlagen sind in beiden Fällen offenbar diejenigen Stellen der Figuren zu bezeichnen, welche den Zahlen I und II gegenüber stehen. In beiden Fällen sind die zu einander gehörigen Anlagen von etwas ungleicher Stärke, besonders im letzten, Fig. 13.

Die Bildung des Hakens zeigt in beiden Fällen gleiche Besonderheit. Die beiden weit abstehenden Papillen (u und u') gehören zwar ohne Zweifel je den Embryonalanlagen I und II an; trotz ihrer Massenhaftigkeit sind sie aber wohl nur einseitige, von der äußeren Keimringstrecke wesentlich ausgegangene Substanzanhäufungen. Zwischen beiden Papillen biegt sich die Hauptmasse des Keimrings ein und ist eben so weit etwas aufgeworfen. Unterhalb der Einbiegung quillt eine die Lücke randwärts mehr oder weniger ausfüllende Zellenmasse hervor, der wir in gleichem Verhältnis schon in Figur 7 vom Lachs begegnet sind und die auch derselben Beurtheilung unterliegt.

Die Art des Zusammenhangs ist in beiden Fällen nicht vollständig gleich; in Fall 3, Fig. 12, erstreckt sich der Zusammenhang etwas weiter vorwärts und ist zugleich etwas inniger, indem eine gemeinschaftliche Mittelplatte vorliegt, während in Fall 4, Fig. 13, eine leichte Längsfurche ein Zerfallen der Mittelplatte in zwei Hälften andeutet. Der Divergenzwinkel beider Fälle ist ebenfalls ein ungleicher, indem der letztere ungefähr 90° beträgt, während der erstere ein sehr spitzer ist und der Parallelität sich zuneigt.

Um über die Art des Zusammenhangs eine bestimmtere Anschauung zu erhalten, wurde Fall 3, Fig. 12, zur Zerlegung in mikroskopische Schnitte verwendet. Aus der erhaltenen Serie ward Fig. 16 zur Darstellung gewählt, welche über alle in Frage kommenden Verhältnisse deutlichen Aufschluss giebt. An Regelmäßigkeit und Symmetrie der Erscheinung lässt das bei 32facher Vergrößerung mit dem Prisma aufgenommene Bild nichts zu wünschen übrig. Man erkennt die den Embryonalanlagen I und II angehörigen, eben so bezeichneten Rinnen und den zwischen beiden gelegenen gemeinschaftlichen Körpertheil. Genauer ausgedrückt ist der letztere nicht gemeinschaftlich, sondern seine eine Hälfte gehört der einen, die andere Hälfte der zweiten Embryonalanlage an. Die Trennungslinie beider Anlagen liegt entsprechend der Verbindungsachse in der Linie *v*. Ektoderm und Chorda sind in der Figur übereinstimmend im Ton gehalten, ohne dass hiermit über die Abkunft der Chorda etwas ausgedrückt werden soll. Die Deckschicht erstreckt sich über die Grenzen des Keimrings etwas hinaus und hat unter sich eine reichere Ansammlung jener großen Kerne, die das primäre Entoderm auszeichnen. Letzteres bildet durchgehends die unterste Lage der Keimscheibe und zieht sich, wie man sieht, mit entsprechender Krümmung auch zu den unvollkommenen medialen Hälften der Embryonalanlagen hin; es befindet sich indessen ein kleiner Zwischenraum zwischen diesem Theil und dem übrigen Keim, der von einem lockeren Zellennetz gallertartiger Beschaffenheit eingenommen wird. Sekundäres Entoderm und Mesoderm sind ebenfalls in gleichem Ton gehalten. Durch die beiden Rinnen gelegte Medianebenen stehen nicht parallel, sondern schneiden sich in der Dotterkugel weit oberhalb deren Mitte.

Fünfter Fall. Fig. 14. 14 T. n. B.

Die Dotterkugel wurde mitgezeichnet. Die Keimscheibe nimmt eine beträchtliche Fläche ein. Beide Embryonalanlagen sind von

normaler Beschaffenheit; sie erscheinen in Folge der Aufnahme vom oberen Pole aus etwas verkürzt. Die Konjunktion der Seitenhälften der Anlage I hat sich verzögert. Der Einstellungswinkel beträgt etwa 135°, mit vorderer Konvergenz. Die Spitzen beider Anlagen sind von dem Centrum der Keimscheibe in gerader Linie gemessen gegen $1^1/_4$ mm entfernt.

Sechster Fall. Fig. 15. 16 T. n. B.

Die drei Embryonalanlagen sind von gleicher Stärke und Länge. Am kräftigsten ausgebildet erscheint der Komponent I; die Komponenten II und III prominiren nur wenig über die Fläche der Keimhaut, verrathen eine gewisse Dünnheit der Substanz, sind auch unter sich selbst wieder von ungleicher Stärke und Länge, im Übrigen aber von normaler Beschaffenheit. Alle drei ragen mit ihren vorderen Enden ungleich weit gegen den oberen Pol vor; sie haben sämmtlich die Stufe der vorderen Embryonalanlage bereits überschritten und sind in der Ausbildung der mittleren Embryonalanlage begriffen.

Der Komponent I besitzt einen kräftig entwickelten Haken. An den bereits mit einander verbundenen beiden anderen Komponenten erscheint der hintere Saum deutlich in 3 Papillen zerlegt, von welchen die beiden äußeren je einem Komponenten angehören und als nur halbseitige Bildungen aufzufassen sind, während die mittlere Papille den verschmolzenen, medialen Seitenhälften beider Komponenten entspricht. Die zwischen letzteren und der Anlage I befindliche Keimringstrecke ist sehr dünn und durchsichtig, zugleich vorwärts eingebogen. Die Anlagen II und III divergiren in einem vorn offenen Winkel von etwa 45°: zu ihrer Verbindungsachse steht die Anlage I wiederum in vorwärts offenem Winkel von etwa 20°.

Siebenter Fall. Fig. 25. $^5/_1$.

Die vorliegende Doppelbildung gehört einer sehr späten Entwicklungsstufe an und stammt aus der Zeit der Ausschlüpfung. Im Gegensatz zu den Doppellachsen Fig. 2 und 3, deren Körper parallele Richtung besitzen, giebt sie ein Beispiel der häufiger vorkommenden Yförmigen Verbindung. Über diesen Fall berichtete ich am früher genannten Ort folgendermaßen:

Die beiden, die Doppelbildung zusammensetzenden Vorderkörper sind von gleicher Ausbildung. Ihre Längsachsen weichen mit vorderer Öffnung in einem Winkel von ungefähr 45° aus einander. Die

Medianebenen beider Körper schneiden sich in einem dorsalwärts offenen Winkel von etwa 130°. Es liegen sich demgemäß die Bauchflächen beider Embryonen nicht direkt gegenüber, sondern sind schief gegen einander gestellt: von dem Dottersack liegt ein kleinerer vorderer Theil dorsalwärts, ein größerer Theil ventralwärts zwischen beiden Körpern frei. Die Spitze des Dottersackes liegt hinten und seitlich. Die vordere Grenze des letzteren ist durch die Brustflossen, die hintere durch die Bauchflossen bezeichnet. Die dorsalen (medialen) Bauchflossen (wie man sie in diesem Fall kurz nennen kann) sind sehr kurz und stehen dicht beisammen; die ventralen (lateralen) sind etwas länger, stehen weiter aus einander und fassen einen feinen, freien, nach hinten sich fortsetzenden Saum zwischen sich, in welchem ein einziger Analgang verläuft und ausmündet.

Der hintere Leibestheil zeigt im Übrigen Verdoppelungsspuren bis an das äußerste Schwanzende; doch sind beide Schwanztheile sehr nahe an einander gekoppelt. Bei der Rückenansicht der Doppelbildung weicht das Schwanzende nach rechts ab und biegt theilweise nach vorn um.

Rückensegmente, Bauchsegmente des Seitenrumpfmuskels, Flossensäume zeigen auf der dorsalen und ventralen Oberfläche der Doppelbildung ein verschiedenes Verhalten. Bei dorsaler Betrachtung (Fig. 25 *a*) sieht man hinter den Bauchflossen in kurzer Strecke zunächst eine deutliche, in zarter Furche sich ausprägende Längsnaht zwischen den Bauchsegmenten beider Körper. Weiter nach rückwärts schmelzen die Bauchsegmente beider Seiten scheinbar zu einer einzigen, quer zwischen den Rückensegmenten ausgespannten Brücke von dreieckiger Form zusammen, mit hinterer Spitze. Doch ist mit Vergrößerungen, bei auffallendem Lichte, immer noch eine feine, trennende Längslinie wahrzunehmen. Endlich gelangen die Rückensegmente beider Embryonen selbst zu gegenseitiger Berührung, um sich hinterwärts mehr und mehr zu verkürzen und schließlich in einen anscheinend einzigen Strang fortzusetzen, an welchem indessen bei stärkerer Vergrößerung eine feine, in zwei symmetrische Hälften trennende Längslinie deutlich wahrzunehmen ist.

Auf der Bauchfläche der Doppelbildung (Fig. 25 *b*) sind sowohl Rückensegmente als Bauchsegmente erhalten. Nur ein einziger, gemeinschaftlicher, ventraler Flossensaum gelangt zum Vorschein und fließt an der Schwanzspitze mit den sich bis zur Berührung und endlichen Verschmelzung nähernden dorsalen Flossensäumen zusammen.

III. Doppelbildungen vom Salmling.

Die mitzutheilenden sechs Fälle entstammen drei verschiedenen Befruchtungen. Die erste Gruppe, mit 364 entwicklungsfähigen Eiern, lieferte die Fälle 1 und 2, Figur 17 und 18; die zweite Gruppe, mit 433 Eiern, lieferte den Fall 3, Figur 19; die dritte Gruppe, mit 501 Eiern, die Fälle 4, 5 und 6, Figur 20, 21 und 22.

Erster Fall. Fig. 17. $^{12}/_{1}$. 12 T. n. B.

Die Keimscheibe, welche zwei mit einander verschmolzene Embryonalanlagen trägt, besitzt eine in der Gegend der letzteren zu einer abgerundeten Spitze ausgezogene Form. Auch Keimscheiben mit einfacher Anlage zeigen dies Verhältnis oft in sehr ausgeprägter Weise. Am Hinterrand der Doppelanlage befinden sich zwei der Substanz des Keimrings angehörige, symmetrisch gestellte Papillen, welche durch eine Einkerbung des genannten Randes, so wie durch eine oberflächliche Depression von einander geschieden sind. Die letztere setzt sich vorwärts in eine allmählich an Tiefe gewinnende Furche fort, welche sich schließlich in zwei symmetrische, lateral vorwärts verlaufende kurze Äste gabelt. Das System dieser Furchen wird umfasst von symmetrisch gelagerten Wülsten, deren vordere, bogenförmig in einander übergehende Abschnitte den verbundenen Vorderköpfen zweier Embryonen entsprechen. Der zwischen den vorderen Bogen I und II befindliche Einschnitt setzt sich als zarte, allmählich verschwindende Furche auf die mittlere Substanzplatte fort, die zwischen den beiden Furchenschenkeln liegt: eine Andeutung des Zerfalles jener Substanzplatte in die zwei medialen Seitenhälften der vorderen Kopfanlagen. Das hintere Ende derselben Platte läuft in eine schmale, in der Tiefe der einfachen Furche allmählich sich verlierende Spitze aus. Die Anlage II ragt mit ihrem vorderen Ende etwas weiter vorwärts als die andre. Beide befinden sich nicht mehr auf der Stufe der vorderen Embryonalanlage, sondern es ist ein Theil des Rumpfes bereits ausgebildet. Die beiden Papillen (*u*) scheinen nur einseitige Bildungen des Keimrings und der lateralen Embryonalhälften zu sein, so dass jede Papille nur einer Seitenhälfte des normalen Hakens gleichwerthig sein würde. Ein schmaler Saum primären Entoderms drängt sich in der Gegend des hinteren Randes der Embryonalanlagen hervor.

Zweiter Fall. Fig. 18. $^{12}/_{1}$. 14 T. n. B.

Die Zuspitzung des die beiden Embryonalanlagen tragenden

Feldes der Keimscheibe tritt hier noch auffälliger zu Tage, als im vorhergehenden Fall. Von dieser Schneppe aus erstrecken sich beide mit einander zusammenhängende Anlagen in schwacher vorderer Divergenz vorwärts. Nur ein sehr kleiner vorderer Theil entbehrt des Zusammenhanges. Von dem die beiden Spitzen I und II trennenden Einschnitt lässt sich eine freie oberflächliche Furche fast bis zum hinteren Ende der Anlage verfolgen; sie entspricht der Verbindungslinie der beiden Anlagen und markirt damit zugleich deren mediale Grenzen. Die medialen Hälften der beiden Anlagen werden übrigens von den lateralen Hälften an Stärke merklich übertroffen. Die Rückenfurchen konvergiren nach hinten und treffen in einer Randkerbe zusammen, die von zwei offenbar nur einseitig ausgebildeten Haken begrenzt wird. Unter dem Rand des ganzen Embryonalgebietes drängt sich ein Substanzstreifen vor, dessen Bedeutung bereits oben gewürdigt wurde. Zu beiden Seiten verliert er sich allmählich unter und in den Keimring.

Dritter Fall. Fig. 19. $^{12}/_{1}$. 10 T. n. B.

Die Doppelanlage entspricht in allen wesentlichen Verhältnissen denjenigen, welche bereits vom Lachs (Taf. VII Fig. 6) geschildert worden sind. Zwischen den Haken der beiden, schwach vorwärts konvergirenden Anlagen zieht sich in fast gerader Richtung und in etwas wellenförmig gebogener Randlinie die innere Zwischenstrecke hin, als dünne Substanzplatte.

Die vorliegende Keimscheibe wurde zur Zerlegung in mikroskopische Schnitte verwendet. Von der erhaltenen Querschnitt-Serie ist in Fig. 24 ein Schnitt abgebildet. Ektoderm und Chorda, Mesoderm und sekundäres Entoderm sind je in gleichem Tone gehalten. Die Deckschicht überragt den Keimring und hat zunächst den Außenrand des primären Entoderm, der durch stärkere Anhäufung von Kernen ausgezeichnet ist, unter sich. Die Beziehung der einzelnen Theile des Schnittes auf das Oberflächenbild der Figur 19 ergiebt sich aus der Vergleichung beider Figuren ohne Weiteres. Auch in diesem Falle ist die schöne Symmetrie der Anlagen bemerkenswerth.

Vierter Fall. Fig. 20. $^{12}/_{1}$. 14 T. n. B.

Nur die eine Embryonalanlage hat sich weiter entwickelt, während die andre nach der Erreichung einer gewissen Stufe in eine Gruppe von Höckern zerfallen und in Degeneration begriffen

ist. Nur die Gesammtform der Gruppen von kleinen Hügeln so wie ihr Lageverhältnis zur Anlage II und die Achsenstellung der letzteren sichern das Urtheil über ihre Bedeutung. Der Keimring ist beiderseits wohl entwickelt. Auch seine linke Hälfte betheiligt sich, wie ein Blick auf die Figur lehrt, bereits wieder an der ferneren Ausbildung der Anlage II.

Fünfter Fall. Fig. 21. $^{12}/_{1}$. 16 T. n. B.

Von dem Keimring aus erstreckt sich eine mit leicht konkaven Rändern versehene Substanzplatte vorwärts, welche nach kurzem Verlauf in zwei nahezu unter rechtem Winkel divergirende Äste zerfällt. Der erstgenannte Theil, welcher als der gemeinschaftliche Körperabschnitt der Anlagen I und II zu betrachten ist, zeigt eine breite, aber seichte mediane Furche. Letztere spaltet sich vorn, an der Stelle ihrer größten Breite, mit ihren Seitenecken in die Rückenfurchen der beiden getrennten Vorderleiber. Ihr hinteres Ende theilt sich abermals, indem ein dreieckiger Wulst vom Keimring aus sich zwischen ihre Ränder vorschiebt. Die beiden Vorderleiber zeigen ungleiche Stärke und Länge. Der Haken springt stark nach hinten vor und ist unregelmäßig gewulstet.

Sechster Fall. Fig. 22. $^{12}/_{1}$. 16 T. n. B.

Der Rand der Keimscheibe erscheint verdünnt, durchscheinend und in eine Reihe unregelmäßig in einander laufender koncentrischer Fältchen gelegt. Sie trägt zwei verkümmerte Embryonalanlagen in einer Einstellung von 180°. Die vorderen Enden der Köpfe liegen sehr nahe beisammen; zwischen ihnen sinkt die Keimhaut zu einer quergestellten Falte ein. Die Anlage I verschmächtigt sich nach hinten immer mehr und hört mit einer scharfen Krümmung auf sichtbar zu sein. Die Seitenhälften der Anlage II weichen nach einer Strecke normaler Lagerung plötzlich sehr stark aus einander, verdünnen sich dabei und verlieren sich endlich auf der Keimscheibe, nachdem jeder Schenkel noch einen deutlich ausgesprochenen Haken ausgebildet hat. Beide Embryonalanlagen wurden, da wenigstens über die Natur der einen Anlage Zweifel bestanden, durch Zerlegung in Schnittreihen als solche sichergestellt.

IV. Doppelbildung vom Hecht.

Die in Figur 23 abgebildete Doppelbildung vom Hecht, das ein-

zige aber interessante Ergebnis aus 325 entwicklungsfähigen Eiern einer künstlichen Befruchtung, schon von mir beschrieben in Virchow's Archiv Bd. 74, schließe ich hier an, da sie eine sehr passende Ergänzung und wichtige Zwischenstufe der Vollendung vorderer Embryonalanlagen zu den totalen darstellt.

72 Stunden n. B. $^{17}/_{1}$. Das Ei und der von ihm eingeschlossene Dotter haben normale Größe. Die Keimpforte, der Urmund, ist noch nicht geschlossen, sondern hat ovale, genauer nierenförmige Gestalt; der lange Durchmesser liegt in der Verbindungslinie der beiden Komponenten der Doppelbildung und beträgt nicht ganz 1 mm. Die Einbiegung der einen Hälfte des Umfangs der Keimpforte, welche die Nierenform bedingt, ist durch einen gegen die Keimpforte gerichteten kleinen Vorsprung des dieselbe umkreisenden Keimrings hervorgebracht. Dieser Vorsprung hat genau das Ansehen der als Rand- oder Schwanzknospe der Embryonalanlage den Embryologen bekannten Bildung und besteht kein Zweifel, dass er in dem vorliegenden Falle dem Zusammendrängen der medialen Leibeshälften seinen Ursprung verdankt. Während normal die Randknospe, der Haken, in der hinteren Verlängerung der Längsachse der Embryonalanlage ihren Platz hat, befindet sie sich hier *zwischen* den beiden Embryonalanlagen und zwar entsprechend der Mitte des zwischen den beiden sich ausspannenden medialen Keimringtheiles. Diese, in Bezug auf die Lagerung beider Embryonalanlagen median liegende Keimringstrecke, die innere Zwischenstrecke, wie sie oben genannt worden ist, besitzt eine größere Breite, aber eine geringere Länge, als die ihr gegenüber liegende *äußere* Zwischenstrecke des Keimrings. Die Dicke beider Abtheilungen scheint dagegen, so viel sich aus der Farbenintensität und dem Verhalten der Ränder ersehen lässt, mit Ausnahme des leicht verdickten Vorsprungs selbst, die gleiche zu sein. Die beiden Embryonalanlagen sind mit ihren Längsachsen in einen Winkel von ungefähr 130° gestellt. Von beiden Embryonalanlagen ist die eine, schmälere in ihrer Ausbildung der breiteren, um etwas kürzeren, voran. Der Kopf der schmäleren zeigt bereits einige Gliederung. Die Augenblasen sind deutlich erkennbar und liegen der Gehirnanlage flach an; die Rautengrube ist gleichfalls deutlich. An der zweiten Embryonalanlage erkennt man die Anlagen der Augenblase erst als zwei seitliche Lappen. Das Hirnrohr ist noch nicht geschlossen, sondern flach ausgebreitet. Eine leichte, mediane Furche durchzieht die vordere Hälfte der Anlage bis vorn in die Gegend der Augenblasenanlage. Urwirbelgliederung

ist an dem fortgeschritteneren Embryo, wenigstens bei auffallendem Lichte, mit welchem die Zeichnung aufgenommen wurde, nicht zu bemerken, doch aller Wahrscheinlichkeit nach bereits vorhanden.

Da die vorderen Enden beider Komponenten den Äquator der Dotterkugel überschreiten, sind sie auf der Zeichnung, die vom ventralen Keimpole aus aufgenommen wurde, nicht völlig sichtbar. Doch ist das fehlende Stück nur sehr klein. Die Dotterhaut war der größeren Deutlichkeit wegen entfernt worden. Was bei weiterem Fortschreiten der Entwicklung aus dieser Doppelbildung allmählich geworden wäre, lässt sich bei unsern gegenwärtigen Kenntnissen der Knochenfischentwicklung unschwer angeben. Die bezügliche Beurtheilung wird an späterer Stelle gegeben werden.

Hervorzuheben ist noch, dass bei der weitaus größeren Zahl der gleichzeitigen Eier die einzelnen Embryonen schon etwas weiter ausgebildet, schon an der Keimpforte geschlossen oder fast geschlossen und selbst in dem vor der Keimpforte gelegenen Leibesabschnitt etwas länger waren, als der fortgeschrittenere Komponent der Doppelbildung. Man könnte vielleicht zweifeln, ob denn die als zurückgebliebene beschriebene Anlage in der That als zweiter Komponent zu deuten sei. Hierüber kann aber nicht das mindeste Bedenken bestehen bei denjenigen, welche die normalen Entwicklungsstufen des Hechtes genauer kennen. Um ein weniges frühere Stufen von normalen Hechtembryonen stimmen mit dem schwächeren Komponenten der beschriebenen Doppelbildung an Breite vollständig überein, nur dass die von der Norm im Stadium der vorhandenen Länge der Anlage abweichende Breite sich entsprechend dem schmalen Komponenten bereits verschmälert haben sollte.

V. Doppelbildungen vom Hühnchen.

Theils der günstigen Ausbildungsstufen wegen, theils zu dem Zwecke, um sowohl das Übereinstimmende, als auch das Abweichende der Bildung innerhalb einer andern Klasse vor Augen zu stellen, füge ich den beschriebenen Mehrfachbildungen der Knochenfische zwei neue Fälle einer solchen vom Hühnchen bei. Den zuerst mitzutheilenden Fall verdanke ich einer freundlichen Zusendung von M. Braun, damaligen Assistenten am zoologischen Institut in Würzburg. Den zweiten Fall erhielt ich von einem Ei desselben Hühnerhofes, der mir den im Morphol. Jahrb. Bd. V Heft 1 beschriebenen Tripelembryo geliefert hatte.

Erster Fall. Fig. 26. $^{18}/_{1}$.

Prismazeichnung bei auffallendem Licht. Ungefähr 36 St. Bebrütung. *a* Rückenansicht, *b* Bauchansicht.

Die Form der Area lucida weicht von der normalen Form derselben Entwicklungsstufe dadurch ab, dass sich an den Kopftheil der einen, die Bezeichnung I führenden, ein zweites Sekundärgebiet in einem Winkel von etwa 120° ohne Unterbrechung anschließt. Beide Theile zusammen bilden in Folge dessen ein gleichschenkliges Dreieck mit abgerundeten Winkeln und eingebogenen Seitenlinien. In diesem hellen Fruchthofe zeigen sich zwei Embryonalanlagen von verschiedenem Aussehen. Die Entwicklung des Embryo I ist in normaler Weise abgelaufen. Die Medullarfurche (*m*) hat sich noch an keiner Stelle zum Rohre geschlossen. Man erkennt an dem mittleren Drittel der Medullarplatten die Ausprägung von 5 bis 6 dem mittleren Keimblatt angehörigen Urwirbeln. Der noch vorhandene Rest des Primitivstreifens zeigt eine deutliche Primitivrinne. Sein hinteres Ende macht mit letzterer eine starke Krümmung nach der einen Seite; seine Spitze stößt bedeutungsvoll an den Rand der Area opaca. Von dieser ist nur der Gefäßhof (*av*) in unserer Figur gezeichnet und durch dunklere Färbung hervorgehoben. Sein Außenrand entspricht dem in Ausbildung begriffenen Sinus terminalis[1]. Wo dieser das Grenzgebiet beider Embryonalanlagen berührt, findet sich jederseits eine kleine Einbiegung des genannten Außenrandes.

Während der eine Embryo sich, so weit es die Betrachtung der Rückenfläche ergiebt, normal verhält, ist die Störung der Anlage II eine höchst tiefgreifende. Den Ausgangspunkt dieser Störung bildet, wie die Beurtheilung der Figur ohne Weiteres zeigt, der Vorderkopf des Embryo I. Der Primitivstreifen der Anlage II besitzt gewöhnliche Beschaffenheit. Er wird seitlich und vorn umfasst von den beiden dazu gehörigen Medullarwülsten, welche eine vorwärts rasch an Tiefe gewinnende und durch anomale Tiefe sich auszeichnende Furche zwischen sich fassen. So wie aber die die Furche einschließenden Substanzplatten in den näheren Bereich des Kopfes des Embryo I gelangen, weichen sie mit rascher Verflachung der Furche in starker Krümmung nach beiden Seiten aus einander, um allmählich völ-

[1] Der Sinus terminalis und sein Verhältnis zum ersten Kreislauf erinnert in seiner Anordnung lebhaft an die seitlichen Venensinusse mancher Mollusken, welche die Bedeutung von Kiemenvenenstämmen haben. Man vergleiche z. B. das Gefäßsystem von Tritonia. (Gegenbaur, Grundriss, 1878, p. 393.)

lig zu verstreichen. Wir haben es in ihnen mit, durch den Einfluss des einen Kopfes anomal gestalteten Medullarplatten zu thun. Ein freier vorderer Kopftheil, wie ihn der Embryo I so deutlich zeigt, hat sich beim zweiten Embryo in Folge allzugroßer Nähe der Vorderenden und gleichzeitiger Schwäche überhaupt nicht ausbilden können.

Betrachtet man dieselbe Doppelanlage bei ventraler Ansicht, welche in der Zeichnung so orientirt wurde, dass eine unmittelbare Übertragung auf die Rückenansicht ermöglicht ist, so treten am Embryo I wiederum normale Verhältnisse auf, mit Ausnahme des eigenthümlich gestalteten Wulstes (*p*), welcher dem Übergangsgebiet des einen in den andern Embryo entspricht. Der Vorderdarm des Embryo I, auf dessen Eingangspforte der Buchstabe *v* hinweist, bildet nur eine kleine, etwas schief gestellte Nische, während der freie Rand dieser Pforte senkrecht zur Längsanlage der Embryonalanlage stehen sollte. Von dem Wulste (*p*) zieht sich in der Richtung der Achse des zweiten Embryo eine anfänglich sehr hohe und steile, allmählich niedriger werdende Leiste gegen den Primitivstreifen (*p*) des letzteren, um in diesen auszulaufen. Diese Leiste ist, wie die Zerlegung in Querschnitte lehrte, nichts anderes als der ventrale Ausdruck der tiefen und schmalen anomalen Medullarfurche, der wir bei der Betrachtung des Rückens begegneten. Durch diese tiefe Furche sind eben auch die übrigen Keimblätter stark ventralwärts vorgetrieben worden. Es fehlt hier natürlich auch ein Vorderdarm. Das Entoderm des einen Embryo gelangt vielmehr über den Wulst *p* hinweg glatt und ohne Unterbrechung zur Leiste des zweiten Embryo. Dasselbe findet statt bezüglich der das Entoderm dorsalwärts überdeckenden mesodermalen Abschnitte.

Der Einstellungswinkel beider Embryonalanlagen ist der den beiden Hälften der gesammten Area lucida zugehörige, gegen 120°. Was die Stufe der Ausbildung betrifft, so gehört dieser Fall zu den frühesten, die in der Litteratur bekannt geworden sind, indem er auf die von Thomson und Reichert beschriebenen unmittelbar folgt.

Zweiter Fall. Fig. 27. $^{13}/_{1}$.

$4^{1}/_{2}$ Tage Bebrütung. Aufnahme mit auffallendem Licht bei uneröffneter Dotterkugel. Die Keimhaut hatte die Dotterkugel bis auf einen kleinen ovalen Rest in normaler Weise umwachsen. Der längere Durchmesser des noch offenen Keimpförtchens betrug etwa $1^{1}/_{2}$ cm.

Auf einer eiförmigen Stelle der Keimhaut (*bl*), deren Peripherie von einer zarten Amnionfalte (*am*) umsäumt und zum Theil überwölbt wird, bemerkt man zwei mit ihren Rückenflächen dem Beobachter zugewendete Embryonen, deren Ausbildungsstufe dem 3. zum 4. Tage der Bebrütung entspricht. Genauer ausgedrückt sind beide Rückenflächen so gelagert, dass hauptsächlich ihre medialen, einander zugekehrten Hälften aufwärts schauen, während die lateralen Hälften in tieferer Ebene liegen. Besonders stark prominirt über die Oberfläche der Keimhaut der Kopftheil (*c*) beider Embryonen, der eine einzige keulenförmige, etwas deprimirte Masse darstellt und am vorderen Ende vom Amnion überkleidet ist. Trennungsspuren in zwei, je einem Komponenten angehörige Theile sind äußerlich an ihm nicht wahrnehmbar, weder auf dieser, noch auf der entgegengesetzten Seite; die gesammte Oberfläche ist vielmehr zum großen Theil glatt abgerundet. Links von dem Buchstaben *c* findet sich eine kleine, rundliche Erhabenheit; eine ähnliche liegt rechts und rumpfwärts von *c*; eine der ersteren ihrer Lage nach ungefähr entsprechende zeigt sich auch auf der gegenüber liegenden, vom Beobachter abgewendeten Fläche. Von normal beschaffenen oder irgend sicher bestimmbaren Sinnesorganen, wie insbesondere den Augen und den Nasengrübchen ist nirgends etwas zu bemerken, eben so wenig von einer Mundöffnung. Besonders auffällig sind dagegen drei einander parallel laufende, etwas schief gerichtete Spalten der seitlichen Halswand, von welchen die obere die größere; offenbar Kiemenspalten (*b*). Auf der gegenüber liegenden Seite ist nichts von solchen wahrnehmbar und scheinen dieselben hier bereits geschlossen zu sein. Man erhält bei der Betrachtung jener Spalten den Eindruck, dass sie beiden Embryonen gemeinschaftlich angehören. Was die Beurtheilung der ganzen Bildung betrifft, so haben wir es in ihr zweifellos mit einer vorderen Verschmelzung der Köpfe und Hälse zu thun. Der Hals des Embryo I ist in starkem, vorwärts konvexem Bogen zurückgekrümmt, der des zweiten Embryo dagegen fast gerade ausgestreckt. Den hinteren Rumpftheil des letzteren bedeckt die hintere Amnionfalte. Seitliche Amnionfalten sind an normaler Stelle nicht zur Entwicklung gekommen. Es sind zwei Herzen vorhanden; rechte und linke Hälfte eines jeden Herzens sind jedoch nicht zu gegenseitiger Verbindung gelangt. Vielmehr setzt sich die rechte Hälfte des einen in die linke Hälfte des andern fort. Das eine Herz befindet sich in dem Winkel zwischen den Hälsen und den vorderen Extremitäten (*e*).

Beide Herzen treten scharf hervor bei ventraler Ansicht der ausgeschnittenen, die Embryonen tragenden Blastodermstrecke. Es ist nur eine Vorderdarmpforte vorhanden, welche aufwärts und abwärts von je einem Herzschlauche umsäumt wird. Die beiden Rümpfe liegen, wie gleichfalls bei ventraler Ansicht deutlicher wird, in einem Winkel von etwa 120°. Eine Zerlegung in Schnitte, welche senkrecht auf die Längsachse des Embryo II zu führen war, wurde zwar vorgenommen; sie giebt über die Art des Zusammenhangs der Köpfe noch genaueren Aufschluss und zeigt außerdem mächtig ausgebildete zahlreiche Blutsinus innerhalb derselben; für jetzt auf diesen weitläufigen und ohne zahlreiche Abbildungen mehr oder weniger unverständlichen Gegenstand einzugehen liegt außerhalb meiner Absicht.

C. Entwicklungsmodus der Achsenvermehrung.

Das thatsächliche Material, welches zu dem Zwecke, über das erste Auftreten einer Achsenvermehrung positiven Aufschluss zu geben, nunmehr gesammelt und im Vorausgehenden dargestellt worden ist, giebt in überzeugender Weise die Mittel an die Hand, lange gehegte Zweifel zu beseitigen, durch ihr Alter ehrwürdig gewordene, zeitweise ruhende aber immer wieder von Neuem aufgenommene Streitigkeiten zu schlichten, kurz, den Entwicklungsgang der Achsenvermehrung klar zu überschauen. Begreiflicherweise gilt dies Ergebnis in erster Linie von derjenigen Klasse der Wirbelthiere, welcher vor allen andern unsere Studien nach der genannten Richtung zu widmen waren, von den Knochenfischen; aber auch die Klasse der Vögel lehnt sich unmittelbar an, obgleich von dieser ein viel weniger vollständiges Inventar angeschlossen werden konnte. Besteht einmal Klarheit über das Wesen der Achsenvermehrung innerhalb der beiden erwähnten Klassen, so bieten weiterhin weder die Haie, noch die Reptilien der Erklärung irgend nennenswerthe Schwierigkeiten. Auch zum Verständnis der fraglichen Bildungen bei den Batrachiern fehlt die feste Grundlage nicht mehr, seitdem wir eine frühzeitige Doppelbildung von Salamandra maculata durch M. Braun kennen gelernt haben[1]. Früheste Stadien der Achsenvermehrung bei Säugethieren zu beobachten, wird nur dem äußersten

[1] Würzburger Verhandlungen, N. F. Bd. IX. Referat und Kopie in Virchow's Archiv Bd. 71, 1877.

Zufall gelingen; doch zweifle ich nicht, dass künftigen Untersuchungen der normalen Säugethier-Entwicklung auch dieser oder jene Fall von Doppelbildung in einem Stadium sich darbieten werde, welches bei den Säugethieren bisher in keiner Weise beobachtet worden ist. Bis dahin sind wir alle genöthigt, wesentlich auf Grundlage der normalen Entwicklungsgeschichte und andrerseits der an den übrigen Wirbelthieren gewonnenen Beobachtungen frühester Stadien die bekannten so späten Stufen der in unseren Sammlungen enthaltenen Säugethier-Doppel- und -Dreifachbildungen zu beurtheilen.

Was es heißt, späte, fertig ausgebildete Stufen zum Ausgangspunkt für das Urtheil zu benützen, dafür will ich aus der Klasse der Knochenfische ein bezeichnendes Beispiel anführen. Man versuche, ohne vollständige Beherrschung der Grundzüge normaler Knochenfisch-Entwicklung (von den Säugethieren kennen wir sie erst theilweise), und ohne Kenntnis wenigstens von einzelnen Zwischenstufen der Achsenvermehrung, etwa die auf Tafel VII Fig. 2 gezeichnete Doppelbildung des Lachses, einen Gastrodidymus oder auch Anakatadidymus, auf ihren Ausgangspunkt zurückzuführen. Man wird hier alsbald den Boden unter den Füßen verlieren und vorgefassten Meinungen den Spielplatz überlassen müssen, wie es auch ehedem geschehen ist. Noch in neuester Zeit hat man eine solche Doppelbildung auf Verwachsung zweier Keime, vor mehreren Jahren sogar auf Verwachsung zweier Dotter zurückzuführen versucht und es waren keine Ungeübten, welche zu diesem Ende gelangten; Niemand wird auch an und für sich diese auf sorgfältigste Erwägung basirten Bemühungen zu tadeln vermögen. Der wirkliche Ausgangspunkt der fraglichen Doppelbildung ist jedoch ein ganz anderer. Es ist der in Fig. 1 gezeichnete, welcher eine einfache, wohlgebildete Keimscheibe mit zwei einander gegenüber gestellten vorderen Embryonalanlagen an einem normalen Keimringe darstellt. Und gehen wir noch eine Stufe weiter zurück, auf welcher jede Spur einer Embryonalanlage fehlt, so haben wir als Ausgangspunkt jener Doppelbildung den in Fig. 1 gezeichneten einfachen Keim, der sich äußerlich von einem normalen in nichts unterscheiden lässt. Die Schwierigkeit der Zurückführung einer älteren Säugethierdoppelbildung auf die Stufe des ersten Auftretens der Embryonalanlagen und auf ein vielleicht noch weiter zurückliegendes Stadium ist nicht geringer als in dem zum Beispiel benützten Falle; sie ist es gegenwärtig nur in so fern, als wenigstens bei einer Wirbelthier-

klasse das verschiedenartige Auftreten der ersten Embryonalanlagen, so wie das Gesetz dieses Auftretens positiv nachgewiesen ist. Während aber nach mehreren Richtungen hin Licht in einem dunklen Gebiete sich zu verbreiten beginnt, erheben sich gleichzeitig, wie es so oft geschieht, andre Schwierigkeiten und neue Fragen tauchen auf. Doch nicht diesen soll sich unsre Aufmerksamkeit zuerst zuwenden, sondern dem Entwicklungsgange selbst.

Überblicken wir die Reihe der mitgetheilten Beobachtungen und Figuren, so ist als erstes hervorzuhebendes Ergebnis zu verzeichnen, dass in allen Fällen von Doppel- oder Dreifachbildungen, welche sich auf der Stufe der vorderen Embryonalanlage befinden oder auch der allmählichen Ausbildung der totalen Embryonalanlagen entgegen gehen, eine einzige, von einer normalen in nichts unterschiedene Keimscheibe es ist, welche die doppelte oder dreifache Anlage trägt. Als vorgerückteste, der Einfachheit und Sicherheit der Beurtheilung wegen noch in das Gewicht fallende Stufe ist die vom Hecht in Fig. 23 Taf. IX wiedergegebene Doppelbildung, deren Keimpforte noch nicht geschlossen, in das Auge gefasst; frühere Stufen aber liegen nunmehr in großer Zahl vor. In keinem dieser Fälle zeigt die Dotterkugel und das Ei als Ganzes sich von einem gewöhnlichen Ei nach Größe oder Zusammensetzung verschieden. Keine der vorliegenden Keimscheiben ist wie der Augenschein belehrt, aus der Verwachsung zweier Hälften oder dreier Dritttheile zusammengefügt, sondern sie stellen sich sämmtlich ihrem Ursprung nach als je ein einheitliches Ganzes dar. Hat man die Aufgabe, jede unserer Keimscheiben, welche von Figur 4 bis 23 sich erstrecken, auf das der ersten Ausbreitung über die Dotterkugel vorausgehende Stadium, d. i. auf das Stadium des durchfurchten Keimes zurückzuführen, so wird Jeder, der die Entwicklungsgeschichte kennt, den in Fig. 1 Taf. VII gezeichneten durchfurchten Keim als die Ausgangsform aller jener Keimscheiben bezeichnen. Der Gestalt nach ist diese Ausgangsform im Wesentlichen nichts anderes als eine aus Zellen bestehende bikonvexe Linse.

Statt dass nun, wie im gewöhnlichen Falle, bei der allmählichen Vergrößerung und Ausbreitung dieses Keimes über die Dotterkugel eine einzige, zunächst vordere Embryonalanlage zur Ausbildung gelangt, gelangen im Falle einer Achsenvermehrung gleichzeitig zwei oder drei vordere Embryonalanlagen zur Erscheinung. Der Einstellungswinkel der letzteren, d. i. die Wahl des Längengrades auf der Peripherie des Keimrings, erschöpft nun alle

Möglichkeiten. Die Distanz kann 180° betragen, in welchem Falle zwei opponirte Anlagen sich gegenüber stehen; sie kann aber auch bis zur gegenseitigen Verschmelzung und Unvollständigkeit der Anlagen heruntergehen. Als Extreme können hier die in Figur 4 u. 9, eben so die in Figur 17 und 22 gegebenen Fälle gelten. Einstellung auf 180° ist selten; sie ist zweimal in unsern Fällen vertreten (Fig. 4 und 22). Die Fälle Figur 5, 14 und 23 schließen sich ihnen, als große Einstellungswinkel besitzend, zunächst an; weit häufiger sind kleinere, unterhalb eines rechten gelegene Einstellungswinkel, wie die übrigen Figuren zeigen.

Verschieden von dem Einstellungswinkel, welcher sich nach Längengraden des Keimrings bemisst und allein im Stadium der vorderen Embryonalanlagen den ursprünglichen Werth anzugeben vermag, ist der Verbindungswinkel der Anlagen, d. i. der Achsenwinkel der entweder von Anfang an, oder im Verlaufe der späteren Entwicklung mit einander verbundenen Anlagen. In der Mehrzahl der Fälle, in welchen zwei unvollständige vordere Embryonalanlagen mit einander zusammenhängen, besitzen deren Längsachsen eine mehr oder minder stark ausgesprochene vordere Divergenz. Man vergleiche besonders die Fälle Fig. 10 bis 13. Dieser Verbindungswinkel beträgt hier bis gegen 90°, während doch der Einstellungswinkel so klein ist, dass beide Anlagen je mit einander zusammenhängen. Die Verhältnisse des Verbindungswinkels zweier Anlagen, die erst auf späterer Entwicklungsstufe in gegenseitigen Kontakt gekommen sind, werden sich mit großer Deutlichkeit aus dem Folgenden ergeben. Überall wo große Nähelage der vorderen Embryonalanlagen nicht vorhanden, der Einstellungswinkel also ein größerer ist, beurtheilt sich die Konvergenz oder Divergenz ihrer Achsen wesentlich nach den Beziehungen von Meridianlinien.

Es ist klar, dass in letzterer Hinsicht nicht allein dem Keimring, sondern eben so auch der von dem Keimring in den verschiedenen Graden seiner Präcession um die Dotterkugel begrenzten Keimpforte eine große Bedeutung zukommen müsse. Diese Bedeutung ist bedingt durch die normale Beziehung des Keimrings zu den beiden Seitenhälften des embryonalen Leibes einerseits, der Keimpforte zur Rückenfurche andrerseits. Die Auseinandersetzung dieser Beziehung zur einfachen Embryonalanlage ist Objekt der normalen Entwicklungsgeschichte. Was aber mehrfache Embryonalanlagen betrifft, so bleibt die normale Leistung des Keimrings ihrem Wesen nach vollständig bestehen, sie vertheilt sich nur in noch zu

verfolgender Weise auf mehrere Achsen, so viel eben deren gegeben sind.

So viel aber ist hiermit als zweites Hauptergebnis einleuchtend, dass die Ausbildung mehrerer Achsen auf einer Theilung des Keimscheibengebietes und in letzter Linie des Keimmateriales beruhe, nicht aber auf einer Verwachsung beruhen könne. Dass diese Theilung des Keimgebietes in mehrere individuelle Centra bei den Knochenfischen eine Divisio radialis sein müsse, folgt aus dem so eben Angegebenen ohne Weiteres. Zur besseren Versinnlichung verweise ich auf die schematische Figur 28 *a* und *b*, Taf. X, wovon erstere eine dreifache Anlage vom oberen, letztere eine solche vom unteren Keimpol darstellt.

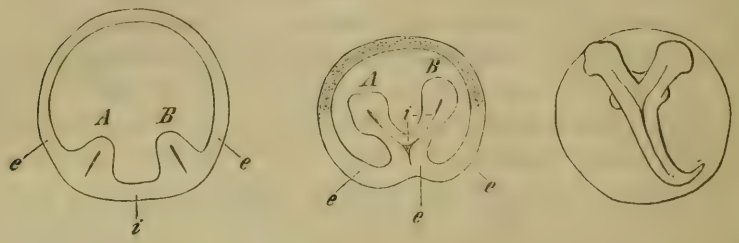
Das erste Auftreten der vorderen Embryonalanlagen und die Beziehung des Keimrings zur Vollendung der totalen Embryonalanlagen bedingt aber drittens die Gleichsinnigkeit der Lagerung nach den drei Dimensionen des Raumes und die Gleichnamigkeit der Verbindungen. Die Schwanztheile liegen beständig der Keimpforte zugewendet, die Köpfe von ihr abgewendet. Was man Verwachsung der Embryonalanlagen nennt, ist nur eine sekundäre Erscheinung, kein Ursprung mehrfacher Achsen. Dass nur korrespondirende Theile mit einander verwachsen können, ist eine unmittelbare Folge der Stellungsverhältnisse der ersten Anlagen einerseits, andrerseits der normalen Entwicklungsgesetze, nicht aber einer hypothetischen »Loi de l'affinité de soi pour soi«, zu welcher vor Allem Isidore Geoffroy St. Hilaire seine Zuflucht genommen hatte, um die Verbindungsweise der Embryonen zu erklären.

Nachdem hiermit die Hauptsätze über den Entwicklungsmodus der Achsenvermehrung der Knochenfische, beginnend mit dem Stadium des durchfurchten Keimes bis zur Vollendung der totalen Embryonalanlagen festgestellt sind, dürfte es nicht unzweckmäßig erscheinen, an einem Beispiel den Entwicklungsgang einer Doppelbildung vom Stadium der vorderen Embryonalanlage zur totalen zu erläutern. Ich bediene mich zu diesem Zwecke eines Schemas, das ich, was die beiden ersten Figuren betrifft, schon früher theoretisch konstruirt und verwendet habe, jetzt aber mit thatsächlichen Belegen beweiskräftig unterstützen kann.

Als Beleg für die erste Figur der umstehenden Holzschnitte

diene Fig 6 oder 7 vom Lachs; für die zweite Fig. 17, 20 u. 21. Die dritte Figur stellt eine der von mir beobachteten Y förmigen Doppelbildungen der Forelle dar, welche einen etwas geringeren Grad der Spaltung zeigt, als die unserer Fig. 25 zu Grunde liegende Doppelforelle.

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.



Über den sich abspielenden interessanten Vorgang berichtete ich damals in jetzt zu bestätigender Weise Folgendes:

»Wir erkennen in Fig. 1 den Keimring mit 2 vorderen Embryonalanlagen *A* und *B*. Durch die Gegenwart derselben zerfällt der Keimring nicht mehr in eine rechte und linke Hälfte, sondern in verschiedener Weise, ganz sich richtend nach den gegenseitigen Entfernungen der vorderen Embryonalanlagen d. i. nach ihrer Einstellung auf 180 oder weniger Grade des Umfangs des Keimrings, in vier gleich lange oder ungleich lange Strecken. Diese Strecken sind gleich lang bei 180gradiger Einstellung; bei genäherter Einstellung dagegen finden wir 2 ungleich lange Streckenpaare; in sie theilen sich die vorderen Embryonalanlagen alsdann so, dass auf jede derselben eine längere und eine kürzere Strecke entfällt; die beiden kürzeren Strecken aber liegen alsdann beisammen, eben so die beiden längeren; die beiden Paare sind von einander getrennt durch die beiden vorderen Embryonalanlagen. Letzteren Fall haben wir in Fig. 1 vor uns, die uns zwei einander nahe liegende vordere Embryonalanlagen zeigt. Die beiden kürzeren Strecken bilden die von mir sogenannte innere Zwischenstrecke, die beiden längeren Strecken bilden zusammen die äußere Zwischenstrecke. Die innere Zwischenstrecke verbindet die medialen (einander zusehenden) Hälften der 2 vorderen Embryonalanlagen: die äußere Zwischenstrecke dagegen verbindet die lateralen (von einander abgewendeten) Hälften der 2 vorderen Embryonalanlagen; sie können darum auch mediale und laterale Zwischenstrecke genannt werden.

In Folge des konjunktiven Wachsthums des Keimrings zur Bildung der mittleren und hinteren Embryonalanlage wird an jede der beiden vorderen Embryonalanlagen das zu ihren beiden Seiten gelegene Keimringgebiet allmählich herantreten. Den Fall gesetzt, die mediale Zwischenstrecke habe eine Länge von 2 Millimetern, so wird für jede der beiden vorderen Embryonalanlagen, zu ihrer Verlängerung nach rückwärts, 1 Millimeter Länge der medialen Zwischenstrecke abgegeben werden; eben so viel von der äußeren Zwischenstrecke. Dies ist auch in der That der Fall und geht daraus sofort hervor, dass damit die beiden Embryonalanlagen zwar sich verlängern aber nothwendigerweise auch sich einander nähern müssen, wenn wir den einfachsten Fall annehmen. So wie die mediale Zwischenstrecke aufgebraucht, an die medialen Hälften der 2 vorderen Embryonalanlagen herangetreten ist, müssen die um ein Stück mittlerer Embryonalanlage verlängerten vorderen Anlagen mit den unteren Enden ihrer medialen Hälften hart an einander stoßen. Es ändert sich also hiermit die Achsenrichtung der beiden Anlagen in etwas. Man vergleiche hierüber Fig. 2 der obigen Holzschnitte.

Eine andere Frage ist es, ob die wirkliche Verlängerung der medialen Hälften der vorderen Embryonalanlagen je 1 mm betragen werde. Ich habe dies in meinem früheren Beitrag als einfachsten Fall angenommen. Bei der Einfachbildung findet, wie gesagt, eine Zusammendrängung des Materials des Keimrings statt, während er seinen Anschluss vollzieht. Nach meinen gegenwärtigen Erfahrungen muss ich annehmen, dass auch im Falle von Mehrfachbildung eine Zusammendrängung des Keimringmateriales während seines Anschlusses stattfindet, so dass also die Verlängerung der medialen Hälften der vorderen Embryonalanlage in unserem angenommenen Falle nicht einen ganzen Millimeter, sondern weniger beträgt. Ich behalte mir vor, hierüber genauere Messungen bei späterer Gelegenheit zu veröffentlichen.

Während des Anschlusses der medialen Zwischenstrecke hatte sich ein gleich großes Stück der lateralen Zwischenstrecke, wie schon bemerkt, angeschlossen. Der übrige Theil der lateralen Zwischenstrecke liefert weiterhin, wenn einmal von medialer Zwischenstrecke nichts mehr vorhanden ist, den gemeinsamen Körpertheil. Fig. 2 der Holzschnitte zeigt gerade den Beginn der Bildung dieses gemeinsamen Körpertheils. Die mediale Zwischenstrecke hat sich vollständig angeschlossen, ein Theil der lateralen Zwischenstrecke berührt bereits einen gegenüber liegenden identischen, anderen Theil

derselben. Dies geht nun so fort, bis schließlich die gesammte laterale Zwischenstrecke mit ihren symmetrischen Hälften zusammengerückt und die totale Embryonalanlage vollendet ist. Wir haben dieses Stadium in Fig. 3 vor uns, welches nur in so fern etwas weiter vorgerückt ist, als sich bereits ein freier Schwanztheil zu bilden begonnen hat. Die Bildung, die aus jener ersten Anlage der Fig. 1 hervorgewachsen ist, ist nunmehr ein fertiges Doppelmonstrum und eine Form, wie sie unter den Fischen zu den allerhäufigsten gehört, ein Anadidymus.

Es können bei einfacher vorderer Embryonalanlage Verzögerungen des Anschlusses der Keimringhälften zur Bildung der mittleren und hinteren Embryonalanlage eintreten, ohne dass dadurch die morphologische und histologische Differenzirung in den Keimringhälften aufgehoben werden: Das Ergebnis ist alsdann eine scheinbare Doppelbildung, die gleichfalls nicht selten ist, ein Hemididymus, wie ich diese Form genannt habe.«

Untersucht man an unseren neuen Fällen die innere Zwischenstrecke des Keimrings bei Anlagen mit kleinem Einstellungswinkel, und darauf solche Anlagen, bei welchen eine innere Zwischenstrecke bereits aufgebraucht ist (Fig. 6—9, 10—13, 15, 17—21, 23), so ergiebt sich leicht eine vollständige Bestätigung des Angegebenen. Hinzugefügt kann werden, dass nicht allein die Länge der inneren Zwischenstrecke maßgebend sei für die Längsausdehnung der medialen Leibeshälften, sondern auch deren Massenhaftigkeit. Im Verhältnis sie dicker oder dünner ist, bei gleicher Länge mehr oder weniger Zellenmaterial enthält, wird sich ihr Einfluss mehr oder weniger weit in der Erstreckung medialer Leibeshälften bemerklich machen.

Dies war ein Beispiel der Weiterentwicklung in einem Falle großer Nähe der vorderen Embryonalanlagen. In welcher Weise verändert sich aber das anfängliche Bild in dem Falle möglichst entfernter vorderer Embryonalanlagen bei weiterer Entwicklung? Es ist die in Fig. 4 Taf. VII gegebene Keimscheibe des Lachses, die in ihrem weiteren Wachsthum verfolgt werden soll. Die Keimscheibe wird, wie sie es bisher gethan, in ihrer Ausbreitung auf der Dotterkugel fortfahren und dieselbe endlich vollständig umschließen. Hiermit ist das Endstadium der Gastrula erreicht. Während dieses Ablaufes wird aber auch die Länge der beiden Embryonalanlagen zunehmen, der Keimring wird sich an der Vollendung der mittleren und totalen Embryonalanlagen seiner Bestimmung gemäß allmählich

erschöpfen. Mit anderen Worten erreicht gleichzeitig mit dem Abschluss des Gastrula-Stadiums auch das Neurula-Stadium sein Ende. Während jedoch nur eine Gastrula vorliegt, besteht eine doppelte Neurula. Durch diesen Vorgang wird jedoch die gegenseitige Stellung der beiden Embryonalanlagen nicht verändert. Beide werden vielmehr ihre einander gegenüber liegende Stellung in einer Ebene des Eies zu jeder Zeit bewahren. Auch bei dem Lachse findet, wie ich mich durch eigene Beobachtung überzeugt habe, eine totale Aufbrauchung des Keimrings für den Embryo statt. Man könnte in unserem Falle nun erwarten, es werde zur Zeit des herannahenden Verschlusses der Keimpforte ein mittleres Leibesstück vorliegen, welches an seinen beiden äußersten Enden je einen Kopf trüge. Dieser Erfolg trat jedoch in Wirklichkeit nicht ein, vielmehr lösten sich die Hinterenden beider Embryonalanlagen als solche vom Keimring los, bevor der letzte Rest desselben den Verschluss der Keimpforte vollzogen hatte. Bei dieser Lösung darf man selbstverständlich nicht an eine Kontinuitätsunterbrechung der Keimblätter denken, sondern nur an eine Differenzirung der hinteren Leibesenden vom Reste des Keimrings. Hinter jenen rückte der Keimringrest alsdann weiter, um endlich zwischen beiden die Keimpforte zu schließen. Diese fällt dadurch außer Beziehung zur Analbildung. Wir sehen auch, dass jeder der fertigen Doppelfische (Fig. 2) eine besondere Analöffnung besitzt. Eine Ausbildung zweier Keimpforten, sei es nun, dass letztere zur Analbildung oder zum Schlusse des Medullarrohrs in innerer Beziehung stehen, kann jedenfalls nicht angenommen werden.

So liegen die beiden totalen Embryonalanlagen gegenüber, Bauchfläche gegen Bauchfläche, den Nahrungsdotter in gleichsinniger Richtung zwischen sich fassend, die Längsachsen in gleicher Ebene, der Medianebene des Eies. Weiterhin wachsen die hinteren Leibesenden rasch in die Länge, indem sie die Richtung der Längsachsen fortsetzen. Hiermit aber haben wir unseren Gastrodidymus von Fig. 2 vor uns.

Genau derselbe Entwicklungsvorgang liegt der in Fig. 3 gegebenen parasitären Doppelbildung zu Grunde; der eine Komponent verkümmerte jedoch frühzeitig, während der andere seine Entwicklung ohne bedeutendere Störung fortsetzte.

Nach geschehener Schilderung dieser extremen Fälle darf es unterbleiben, die Weiterentwicklung aller einzelnen zwischenliegenden Formen im Besonderen zu betrachten. Sie ergiebt sich nach

dem Vorausgehenden von selbst. Dessgleichen liegt in Bezug auf die Dreifachbildung der Forelle (Fig. 15 Taf. VIII) keinerlei Schwierigkeit vor und bemerke ich nur, dass, wenn man hier eine Reduktion des bestehenden Stadiums auf das der vorderen Embryonalanlagen vornehmen wollte, letztere sämmtlich in bestimmten Entfernungen auf den gemeinschaftlichen Keimring aufzutragen sein würden. Aus der allmählichen Verwendung der Zwischenstrecken ist bei weiterer Entwicklung die gegenwärtige Bildung hervorgegangen.

Vergleicht man die von den Knochenfischen gegebenen Abbildungen mit jenen von Doppelanlagen des Hühnchens, Fig. 26 u. 27 Taf. X, so scheinen auf den ersten Blick unüberwindliche Schwierigkeiten zu bestehen, eine wirkliche Homologie aufzufinden. Lässt man sich aber durch die so verschiedenen Größenverhältnisse nicht täuschen und fasst die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens nicht im alten unvollständigen Sinne auf, wie sie z. B. gegenwärtig noch von Kölliker gelehrt wurde, sondern im Lichte der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, so schwinden jene vermeintlichen Schwierigkeiten auf ein sehr bescheidenes Maß zusammen.

Vor Allem müssen wir der Keimpforte unseren Blick zuwenden, die auch dem Hühnchen nicht fehlt, sondern derjenigen der Knochenfische homolog ist. Es ist dies jene Öffnung, welche vom Rande der Keimscheibe in allen Stadien ihrer Ausdehnung umspannt wird, anfänglich einen sehr kleinen Durchmesser besitzt, um darauf im Zusammenhang mit der Größe der Dotterkugel während der Umwachsung derselben eine außerordentliche Größe zu erreichen, darauf allmählich sich zu verkleinern und am fünften Tage endlich zum Verschlusse zu gelangen[1]. Auch einen Keimring finden wir beim Hühnchen vor, die in Bezug auf die Flächenerscheinung gewöhnlich sogenannte Area opaca. Und fassen wir weiterhin die Einstellung mehrfacher Leibesachsen auf den Keimring und die Keimpforte in das Auge, so kehren hier dieselben Erscheinungen wieder, die von den Knochenfischen bekannt sind: Die hinteren Leibestheile befinden sich niemals in Keimpforten-Ferne, sondern in Keimpforten-Nähe, die Köpfe niemals in Keimpforten-Nähe, sondern

---

[1] Eine Beurtheilung entgegenstehender Ansichten enthält mein Aufsatz »Die Lage der Keimpforte«, Zoologischer Anzeiger 1879, No. 38.

immer in Keimpforten-Ferne; die hinteren Leibestheile stehen sogar mit dem Keimring ursprünglich nicht allein in unmittelbarem Substanzzusammenhang, sondern gehen auch, wie ich zeigte, aus demselben direkt hervor. Die Einstellungswinkel sind, wenn wir alle in der Litteratur verzeichneten Fälle darauf prüfen, gleichfalls sehr verschiedenartig; solche von vielen und endlich 180 Graden aber treten weit häufiger auf, als bei den Knochenfischen. Unsere beiden neuen Fälle, eben so eine an oben erwähntem Ort von mir beschriebene Doppelbildung, so wie die früher genannte Dreifachbildung, d. i. mein ganzes Beobachtungsmaterial vom Hühnchen geben hierfür einen sprechenden Beleg. Die Kopfanlagen liegen dabei häufig so nahe beisammen, dass Störungen ihrer Entwicklung zu den gewöhnlichsten Vorkommnissen gehören. Für alle diese Fälle gilt also das Schema Fig. 28 in gleicher Weise.

Schwierigkeiten für die Erklärung bieten sonderbarer Weise gerade Beobachtungen von vorderer Divergenz, d. i. Yförmige Doppelbildungen des Hühnchens. Es ist, als ob das bei der Weiterentwicklung von Doppelanlagen der Knochenfische so stark hervortretende konjunktive Moment unter bestimmten Verhältnissen auch bei Doppelanlagen der Vögel in stärkerem Maße hervortreten könne als es normal geschieht. Fälle solcher Art sind verhältnismäßig selten; über ihre Beurtheilung können noch Zweifel bestehen und ist darum die Nothwendigkeit hervorzuheben, weitere Beobachtungen dieser Art von früheren Stadien zu sammeln.

Leichter noch als bei den Knochenfischen nehmen wir an den Doppelbildungen der Vögel wahr, dass zu ihrer richtigen Auffassung auch ein negativer Umstand in Erwägung gezogen werden müsse. Er beruht auf der Gegenwart einer mangelnden Strecke der Keimscheibe oder überhaupt des Keimgebietes, der Gegenwart eines auf Materialmangel begründeten, von mir sogenannten Störungsfeldes. Je nach dem Betroffensein der verschiedenen embryonalen Zonen an diesem Mangel gehen aus den verschiedenen Fällen außerordentlich verschiedene Endergebnisse hervor. Sie erstrecken sich von inniger Verschmelzung unvollständiger Komponenten bis zu völliger Lösung wohlgebildeter, normaler Embryonen. Es muss zweifelhaft bleiben, ob bei den Vögeln und Fischen eine endliche Lösung der mindestens durch den Dottersack verbundenen Komponenten vorkomme; bei den Säugethieren gehört sie zu den häufigeren Erscheinungen. Stellt man sich indessen vor, dass bei den Vögeln und Knochenfischen der Dottersack-Inhalt zur völligen Aufsaugung gelange, bevor die Lösung

beider Embryonen erfolgt, so lässt sich die Möglichkeit einer solchen auch bei diesen Klassen einsehen.

Ob in Wirklichkeit beim Hühnchen jemals zwei auf einem Dotter befindliche von einander getrennte Keimscheiben gesehen worden sind, wie es von Neueren Dareste, indessen ohne mikroskopischen Beweis vom unbebrüteten Hühner-Ei angegeben hat, muss ich dahingestellt sein lassen. Was man gewöhnlich als Gegenwart zweier getrennter Keimscheiben auf einem Dotter bezeichnete, war kein wirklich gesehenes Objekt, sondern das Urtheil, dass zwei auf einem Dotter gesehene Embryonen zwei Keimscheiben ihren Ursprung verdanken müssten. Alle solche mir aus der Litteratur bekannten Fälle weisen dagegen auf eine ursprünglich einheitliche Keimscheibe hin. Zugegeben aber, die Bildung zweier isolirter Keimscheiben auf einem Dotter meroblastischer Eier komme höchst ausnahmsweise als Ausgangspunkt einer Doppelbildung vor; dies würde nichts Anderes bedeuten, als dass das Keimmaterial eines Eies aus Gründen, die nicht näher untersucht zu werden brauchen, statt auf einen Punkt koncentrirt zu werden, wie es der Norm entspricht, auf zwei Punkten sich sammle. Es würde also selbst in diesem Falle ein Ei in Folge der Theilung seines Keimmateriales zwei Embryonen den Ursprung geben. Der unbestreitbare Nachweis zweier Keime auf einem Dotter aber dürfte, wie gesagt, noch zu erbringen sein. Auch kann in dieser Beziehung wieder an die Ausgangsform des Gastrodidymus des Lachses erinnert werden.

Ein eigenthümliches Verhältnis besteht bei Eiern (des Huhns) mit doppeltem Dotter, welche besonders von Panum[1] auf den Ursprung von Doppelbildung untersucht worden sind. Über seine eigenen, mit großer Sorgfalt angestellten Beobachtungen drückt sich derselbe folgendermaßen aus: »Für die Frage über die Beziehung der Eier mit doppeltem Dotter zu den Doppelmissbildungen ist es ein bemerkenswerthes Faktum, dass weder in den 10 Fällen, wo ich selbst die Eier künstlich bebrütet und untersucht hatte, noch in den zwölf bis vierzehn Fällen, die bei weiter vorgeschrittener Entwicklung zu meiner Kenntnis gelangt sind, sich die geringste Spur einer Verklebung oder Verwachsung der auf den verschiedenen Dottern entwickelten Embryonen oder ihrer Eihäute vorfand. Da meine Beobachtungen in so evidenter Weise gezeigt haben, dass die Entwicklung der Keimscheibe und des Bluthofes an der Berührungsfläche

[1] Panum, l. c. pag. 226.

beider Dotter entweder ausbleibt oder gehemmt wird und wie abgeschnitten aufhört, so scheint hier eine Verwachsung überhaupt unmöglich zu sein. Die Embryonen selbst kommen aber erst in einer viel späteren Periode mit einander in unmittelbare Berührung, und alsdann ist, schon der Befiederung halber, eine Verwachsung gar nicht denkbar.«

Nach diesen Beobachtungen scheinen also Doppelbildungen des Hühnchens durch spätere Verwachsung der Keimscheiben beider Dotter ausgeschlossen werden zu können. Hiermit sind zugleich die verschiedenen Möglichkeiten erschöpft, die den Doppelbildungen des Hühnchens zum Ausgangspunkte dienen können.

Was nunmehr die Säugethiere betrifft, so ist zuerst an das im ersten Abschnitt über normale Entwicklungsgeschichte Gesagte zu erinnern. Wenn ich aber auch aus den angegebenen Gründen es unterlasse, specielle Entwicklungsformen ihrer Doppelbildungen zu analysiren, so lässt sich dennoch über deren Ursprung im Allgemeinen theils auf Grundlage unserer bezüglichen Kenntnisse von anderen Wirbelthieren, theils weil die Ableitung und Zurückführung der bekannten späten Stufen der Säugethierdoppelbildungen auf den zu erwähnenden frühen Ausgangspunkt nichts Widersprechendes darbietet, mit Bestimmtheit behaupten, dass auch ihre Doppelbildungen auf Grundlage je eines einzigen Eies, nicht aber aus der Verwachsung von zwei verschiedenen Eiern hervorgehen. Wenn aber ein Ei als der Ursprung einer Mehrfachbildung anzusehen ist und demgemäß eine, der Zeit nach noch näher zu bestimmende Theilung des Dotters die Mehrfachbildung veranlasst, so ist weiterhin leicht begreiflich, dass alle embryonalen Bildungen, welche sich innerhalb eines einzigen Chorion entwickelt haben, als Bildungen wesentlich gleicher Kategorie aufgefasst werden müssen. Denn verschieden ist nur der Grad des Zusammenhangs der genannten Bildungen, nicht aber das Wesen ihres Ursprungs. Der Grad des Zusammenhangs selbst ist durch nichts Weiteres bedingt, als durch das jeweilige Betroffensein der verschiedenen embryonalen Zonen des Blastoderm. Diese Zonen wiederum sind zu unterscheiden als Stamm-, Seiten-, Amnion- und seröse Zone. Liegt das Störungsfeld in der Amnion- oder serösen Zone der zwei oder drei Embryonalbezirke des Eies, so ergiebt sich als endliche Folge, wie schon oben bemerkt, vollständige Trennung der zwei oder drei Embryonen, die ich monochoriale Zwillinge und Drillinge, Diadelphen nannte; liegt das Störungsfeld in der Seiten- oder Stammzone der Embryonalbezirke des Eies,

so ergiebt sich ein bleibender Zusammenhang der Embryonen. Es sind dies die Monstra mit mehrfachen Leibern, Synädelphen. Monstra mit mehrfachen Leibern und monochoriale Zwillinge machen demgemäß zusammen nur eine Kategorie von Bildungen aus; ich nenne sie Mehrfachbildungen, Stockbildungen; sie sind beide aus der Theilung eines Eies in mehrere Embryonalbezirke hervorgegangen.

Nehmen wir als Beispiel der Wirkung des Betroffenseins verschiedener embryonaler Zonen einen Fall vom Menschen, etwa die siamesischen Zwillinge, die, wie schon Virchow richtig urtheilte, nicht aus Verwachsung, sondern Theilung hervorgegangen sind, so liegt bei ihnen das erwähnte Störungsfeld im Bereich des äußeren Randes der Seitenzonen der Brust; wäre das Störungsfeld nur um ein Weniges weiter auswärts gerückt worden, in den Bereich der Amnionzone also, so würden aus der ganzen Bildung völlig getrennte monochoriale Zwillinge, kein Monstrum geworden sein.

Außer den monochorialen Zwillingen und Drillingen giebt es nun noch die gewöhnlichen Zwillinge, Drillinge u. s. f., welche aus der gleichzeitigen Entwicklung mehrerer Eier innerhalb eines mütterlichen Organismus hervorgegangen sind. Beide Formen sind also ihrem Ursprunge nach völlig von einander verschiedene Bildungen. Behalten wir für die aus getrennten Eiern hervorgegangenen gleichzeitigen Bildungen den Namen Zwillinge, Drillinge u. s. f. bei, so empfiehlt es sich in der That, die monochorialen Zwillinge und Drillinge als heterogene Bildungen besonders zu benennen, wofür oben der Ausdruck Diadelphen, Stocklinge, gewählt wurde.

Hier ist auch der Ort, die Acephalenfrage wieder in das Auge zu fassen und das bereits im ersten Abschnitt darüber Angegebene im Anschluss an die Mehrfachbildungen zu ergänzen. Acephalen können, wie dort erwähnt, Einfachbildungen sein und sich bis zu einer gewissen Stufe entwickeln; Beispiele dafür sind im ersten Abschnitt in hinreichender Zahl gegeben worden. Aber auch bei Mehrfachbildungen können acephale Anlagen schweren und geringen Grades vorkommen; ja sie sind hier häufiger, wie ein Blick auf die Tafeln der Doppelbildungen und auf die Verhältniszahlen lehrt, als bei Einfachbildungen. Acephalen als Einfachbildungen sterben frühzeitig ab; denn sie entwickeln entweder keinen oder nur einen ungenügenden Kreislauf, da fehlende oder mangelhafte Herzbildung sich mit ihrer Anlage verknüpft; auch sekundäre Degenerationen des Hirnrohrs und ihre Folgen für die Weiterentwicklung des

Herzens können hier in Betracht kommen. Acephalen im Rahmen von Mehrfachbildungen vermögen dagegen eine weitgehende Entwicklung durchzumachen, wenn ein gesunder Komponent außer seinem eigenen auch den Kreislauf der Acephalenanlage übernimmt. Dies kann geschehen entweder durch Gefäßverbindungen des ersten Kreislaufs, durch Gefäßverbindungen des Dottersackes, der Area vasculosa also, oder, wo Allantois-Entwicklung statt hat, durch Verwachsung der Allantoiden der in einem Chorion gelegenen Komponenten. Es liegt weiterhin auch noch die Möglichkeit vor, dass von zwei anfänglich gesunden und wohlausgebildeten Komponenten einer Mehrfachbildung der eine in seiner normalen Weiterentwicklung durch Allantoidenverwachsung gestört werde; und für diesen Fall nehme ich die besonders von Claudius vertretene Erklärung in Anspruch. Als wesentliche Grundlage der letzteren betrachte ich die Herstellung einer breiteren Gefäßkommunikation an irgend einer Stelle der Allantoiden oder der fötalen Placenta, in Folge der geschehenen Verwachsung; darauf eine Überwältigung des Kreislaufes des einen Komponenten durch den des andern, mit daraus hervorgehender theilweiser Umkehrung des Blutstromes des ersteren. Acephalen dieser Stufe, ob sie nun Säugethieren oder dem Menschen angehören, haben aber mit dem gesunden Fötus, der sie ernährt, nicht bloß eine gemeinschaftliche Placenta, sondern, was das wichtigste ist, sie liegen mit ihm beständig innerhalb eines Chorion; zwei Amnien können vorhanden sein. Acephalen dieser Art gehören alle in die Kategorie der Mehrfachbildungen. Ihre Embryonalanlagen d. i. die des Acephalen und des gesunden Komponenten, hängen sowohl bei Vögeln, als bei Säugethieren und Menschen durch die Amnion- oder seröse Zone des Eies mit einander zusammen. Es ist klar, dass neben einem gesunden Komponenten zwei acephale Anlagen innerhalb eines einzigen Chorion entwickelt werden können; oder auch zwei gesunde Komponenten mit einer acephalen Anlage. Dies gilt für Fälle, in welchen eine Theilung des Eies in drei Embryonalbezirke stattgefunden hat.

Befindet sich der Zusammenhang der beiden Embryonalanlagen in ihren Seiten- oder Stammzonen, statt wie vorher in den Amnion- oder serösen Zonen und verkümmert die eine Anlage früher oder später, so erhält sie die Bedeutung und den Namen eines äußeren Parasiten.

Über Inklusionsbildungen (Foetus in foetu) der Amnioten, die ja auch zu den Mehrfachbildungen gehören, vermöchte ich bis jetzt nur

Theoretisches beizubringen, während mir thatsächliche Beobachtungen früher Stufen nicht vorgekommen sind. Ich unterlasse es daher, sie hier näher zu erörtern, begnüge mich damit, sie den Mehrfachbildungen zuzuzählen und nur so viel über ihre erste Anlage zu bemerken, dass auch sie anfänglich flächenhaft ausgebreitet erscheint. Die Inklusion des einen Komponenten erfolgt erst auf sekundärem Wege.

Mehrfach- oder Stockbildungen vermögen also bei den Säugethieren zu produciren:

1) monochoriale Zwillinge und Drillinge;
2) einen wohlausgebildeten monochorialen Komponenten nebst einem Acephalen; deren weitere Kombinationen im Falle von Dreifachbildung.
3) mehrleibige Monstra; Zusammenhang in den Stamm- oder Seitenzonen.
4) einen wohlgebildeten Embryo mit einem äußeren Parasiten;
5) einen wohlgebildeten Embryo mit einem inneren Parasiten, Inklusionsbildungen. Auch bei 4 und 5 ist die Anlage von mehr als 2 Achsen zu berücksichtigen.

D. Verbreitung bei den Wirbellosen; Ursachen der Achsenvermehrung.

Wenn in der vorausgehenden Untersuchung der bestimmte Nachweis geliefert worden ist, dass der Entwicklungsmodus der Mehrfachbildungen der Wirbelthiere auf der Theilung eines Keimes in zwei oder mehrere Embryonalbezirke beruht, so bleibt fernerhin noch zu ermitteln übrig, zu welcher Zeit der Eintritt dieser Theilung zuerst erfolgt, und welche Ursache die Theilung veranlasst. Um das ursächliche Moment der Theilung insbesondere sammelt sich nunmehr der Schwerpunkt der Frage; ist dasselbe erkennbar, so ist auch die Zeitfrage entschieden. Hinsichtlich letzterer ergab die Untersuchung bereits den Bescheid, die Theilung in Embryonalbezirke sei bereits gegeben vor dem ersten Auftreten jeder Embryonalanlage. Theilung einer Embryonalanlage selbst kann also nicht der Ausgangspunkt der Achsenvermehrung sein. Die Zeitperiode des Fruchtlebens, innerhalb welcher die Ursache der Theilung wirksam sein muss, wenn sie Platz greifen soll, umspannt vielmehr der Möglichkeit nach ausschließlich die Zeit der ovarialen Entwicklung des Eies bis zur Einleitung der Furchung.

Nur wenige von den zahlreichen Theorien, welche im Laufe der Zeit über den Ursprung der Mehrfachbildungen entstanden sind, unterliegen gegenwärtig mehr der Diskussion. Es liegt mir ferne, hier einen Überblick über deren ganze Reihe zu geben. Ich darf dies um so eher unterlassen, als meine schon genannten Beiträge eine kurze Zusammenstellung bereits enthalten. Diejenigen aber, zwischen welchen die Entscheidung noch schwankt, bedürfen einer Erörterung.

Es würde gegen alles wissenschaftliche Princip verstoßen, in einer Frage, bei deren Erwägung die Stämme der wirbellosen Thiere eben so sehr betheiligt sind wie die Wirbelthiere, jene gänzlich zu übergehen. Sind die hierhergehörigen Beobachtungen auch noch spärlich, so fallen sie doch sehr in das Gewicht. Zuvörderst fragt es sich, ob auch die Mehrfachbildungen der Wirbellosen aus Theilung eines einzigen, oder umgekehrt aus der Verwachsung mehrerer Eier entspringen, oder ob möglicherweise selbst beide Formen der Entstehung vorkommen. Ist dies Verhältnis an der Hand der gegebenen Beobachtung untersucht, so kann die Erörterung der Ursachen gemeinsam in das Auge gefasst werden.

Es liegen Erfahrungen vor über Mehrfachbildungen aus den Stämmen der Würmer, der Echinodermen, der Mollusken und der Arthropoden.

Mehrfachbildungen von Lumbricus trapezoides beobachtete Kleinenberg[1]. Seine Hauptergebnisse sind die folgenden:

Nachdem schon Dugès[2]) die Thatsache bekannt gewesen war, dass jede Kapsel von Lumbricus trapezoides zwei von einander getrennte Würmer hervorbringt, gelang es Kleinenberg, nicht allein diese Beobachtung zu bestätigen, sondern auch in eingehender embryologischer Untersuchung zu erweitern und zu vertiefen. Er hält den Fall für äußerst selten, dass ein Ei nur einem einzigen Embryo seine Entstehung giebt; er konnte sich von dem Vorkommen eines solchen Falles nicht einmal sicher überzeugen. Wohl schlüpfte zuweilen nur ein einziger Wurm aus einer Eikapsel hervor, aber es wurden alsdann die Reste seines Genossen fast immer gefunden. Dass bei dieser Entwicklungsweise eine Aufeinanderfolge von Individuen stattfinde, von welchen nur das erste sein Dasein der

[1] Kleinenberg, The development of the Earth-Worm, Lumbricus trapezoides. Quarterly Journal, April 1879.

[2] Dugès, Annales des sc. nat. T. XV, 1828, pag. 331—332.

geschlechtlichen Zeugung verdankt, während das andere aus dem ersten auf agamischem Wege entstehe, bestreitet KLEINENBERG; es entwickelten sich vielmehr aus dem Ei unmittelbar zwei wesentlich von einander unabhängige Wesen. In Fällen, in welchen ein wohlausgebildeter Embryo das Rudiment eines andern hervorbringt, sollte der zweite als Keim betrachtet werden; allein ein solcher Fall ist anomal. In der Regel entwickelte sich der zweite, obwohl ein wenig später, nicht aus dem zur Bildung des ersten benutzten Keimmaterial, sondern aus einem unmittelbar von der Befruchtung abzuleitenden Theil der Furchungskugeln, welcher ruhte, bis er als ein unabhängig schaffender Mittelpunkt auftrat. Die Theilung des Keimmaterials betrachtet KLEINENBERG als aus der ursprünglichen inneren Anordnung des befruchteten Eies hervorgehend und neigt sich, was die Ursache der Theilung betrifft, der alsbald auch von uns in das Auge zu fassenden Anschauung von FOL zu, welcher in dem Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei jene Ursache erblickt. Bei voranschreitender Entwicklung hingen die aus einem Ei hervorgegangenen aus einander weichenden Embryonen noch durch einen zelligen Verbindungsstrang zusammen und zwar entsprach der Punkt des Zusammenhangs den Hälsen. In dieser Verbindung blieben die beiden Zwillingsembryonen einige Zeit hindurch, wuchsen und vollendeten ihre innere Organisation, sanft im Eiweiß vermittels ihrer Cilien sich herumbewegend, ohne sich gegenseitig zu stören. Nach und nach erschlaffte der Verbindungsstrang bis zu einem Grade, dass der geringste Zug hinreichte zur Zerreißung, die denn auch schließlich erfolgte. Nicht immer aber gingen die Dinge so glatt ab: wenn der Verbindungsstrang nicht zeitig genug erweichte, um zerrissen werden zu können, oder wenn er anomale Dicke besaß. So konnten unter vollständig ausgebildeten, bereits ausgeschlüpften, isolirten Würmern auch Doppelmonstra in allen Graden von Verwachsung wahrgenommen werden. Die beiden sie bildenden Embryonen konnten den ganzen Körper entlang mit einander verbunden sein, so dass es unmöglich war, sie aus einander zu bringen, ohne sie in Stücke zu zerreißen. Andre hingen noch mit einem so dünnen gebrechlichen Bande zusammen, dass die endliche Zerreißung ihnen noch gelang. Alle hatten zwei völlig getrennte Köpfe, zwei Schwänze und zwei Analöffnungen. Es schien die Verwachsung sich auch nicht auf ein inneres Organ auszudehnen, sondern auf die epitheliale Schicht der Körperwände beschränkt zu bleiben.

Nicht minder wichtig für die richtige Beurtheilung der in Frage

stehenden Verhältnisse sind die vorhandenen Beobachtungen über anomale Befruchtung zunächst von Echinodermen. Die Arbeiten von Fol[1] und O. Hertwig[2] haben den Satz zu großer Wahrscheinlichkeit erhoben, dass nicht nur das Eindringen eines einzigen Spermatozoon in das Ei genügt, um eine normale Befruchtung zu bewirken, sondern dass das Eindringen mehrerer Spermatozoen sogar eine Störung der normalen Furchung und Weiterentwicklung hervorzurufen vermag. Insbesondere hat Fol den letzteren Gesichtspunkt weiter verfolgt, sich bemühend, künstliche Befruchtung unter den verschiedensten Bedingungen auszuführen. Er gelangte zu dem Ergebnisse, dass die Bedingungen für eine normale Befruchtung sehr eingeschränkt sind und dass man sich von diesen nicht entfernen darf, ohne pathologische Produkte zu erzielen. Wenn er weibliche Asterien öffnete (Asterias glacialis trug die Hauptkosten der Untersuchung) und die Eier sofort befruchtete, bevor sie durch mehrstündigen Aufenthalt im Meerwasser zur völligen Reife gelangt waren, so erhielt er einen Schwarm von fast lauter monströsen Larven. Solche Eier besaßen zur Zeit der Befruchtung nämlich das Keimbläschen noch und den Keimfleck. Statt eines einzigen Spermatozoon waren nachweisbar mehrere eingedrungen. Eier, welche den Anfang der Knospung des ersten Richtungskörpers zeigten, gaben nach künstlicher Befruchtung dagegen bereits normale Produkte. Das Ei, so folgert Fol, ist unreif, so lange die Auswurfsstoffe des Keimbläschens nicht ausgestoßen worden sind.

Dieselben pathologischen Folgen traten ein, wenn Eier befruchtet wurden, welche zu lange, mehrere Stunden nach geschehener Ausstoßung der beiden Richtungskörper, im Meerwasser gelegen waren. Solche Eier erscheinen überreif; sie haben einen Theil ihrer Lebensenergie bereits eingebüßt. Im Januar gelangten die in das Meerwasser gelegten Eier in etwa 4 Stunden zur völligen Reife. Sie blieben für eine normale Befruchtung noch empfänglich während 4—5 Stunden, d. h. 9—10 Stunden nach ihrer Entfernung aus dem Eierstock. Von da an fingen sie an sich zu verändern und bildeten sich bei unternommenen Befruchtungsversuchen zu anomalen Larven aus. Hohe Temperatur beschleunigte die Reihenfolge.

---

[1] H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Archives de Genève 1877; ausführlich in den Mémoires de la société de physique et d'histoire nat. de Genève, 1877—78, T. 26.

[2] O. Hertwig, Morphologisches Jahrbuch 1878, Bd. IV. pag. 172.

Als eine dritte Ursache der Veränderung des Dotters ergab sich Krankheit des Mutterthieres. Schon kurz dauernde Gefangenschaft übte einen bedeutend herabstimmenden Einfluss auf das Wohlbefinden der Thiere, insbesondere auf die Beschaffenheit der Eier aus. Ob letztere nun unreif, überreif oder in Folge der Gefangenschaft des Thieres verändert waren, die Befruchtungsvorgänge zeigten sich fast als dieselben. Das erste in das Ei eintretende Spermatozoon ruft in solchen Eiern die gleichen Erscheinungen hervor wie im normalen Falle, doch langsamer. In Folge dessen bildet sich, der Behauptung von Fol gemäß, die Dotterhaut viel langsamer als im normalen Fall; sie bleibt auf eine umschriebene Stelle des Dotters beschränkt und anderen Spermatozoen bleibt damit der Weg in das Ei ermöglicht. So konnten von 2—15 Spermatozoen im Dotter beobachtet werden. Wenn ein Ei nur 2 männliche Strahlenfiguren zeigte, so geschah es unabänderlich, dass einer der beiden männlichen Vorkerne, der sich dem weiblichen Vorkern näher befand, diesem zustrebte und sich mit ihm verband. Der andere setzte seinen Weg fort und vereinigte sich seinerseits mit dem konjugirten Kerne. Wenn 3 männliche Vorkerne da waren, so verbanden sie sich gleichfalls nach und nach mit dem weiblichen Vorkern; eine weitere Verschmelzung aber fand nicht statt, wenn die männlichen Vorkerne zahlreicher waren. Letztere stellten sich alsdann allmählich in gleichen Entfernungen von einander im äußeren Drittel des Dotterradius auf; eben so die konjugirten Kerne selbst, die außerdem dem Centrum des Dotters zustreben. Dem Eintritt mehrerer Spermatozoen folgte, wie schon gesagt, anomale Furchung und monströse Larvenbildung; genauere Angaben über letztere Verhältnisse hat Fol in Aussicht gestellt.

Von Gasteropoden liegen zwei Beobachtungen vor. Der einen von Gegenbaur an Limax agrestis gemachten, mit Abbildungen in seiner Dissertation niedergelegten, habe ich im morphologischen Jahrbuch Bd. V nur kurz und unvollständig gedacht. Sie bedarf aber eingehenderer Beachtung um so mehr, als die an Bullaea aperta (Philine) gewonnenen Erfahrungen von Lacaze-Duthiers jener gegenüber stehen.

Über die Limax-Doppelbildung[1] sei also das Folgende hier bemerkt: Das Ei war nicht größer als die meisten andern und zeigte

[1] Gegenbaur, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landpulmonaten, Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. III.

auch weder an seiner Schalenbildung, noch der Albuminmasse etwas Auffallendes. Beide Embryonen waren, wie beifolgende Kopie (Fig. 4) erläutert, schon in der Anlage der Bauchwülste (*a*, *a*) begriffen, besaßen eine vollkommen getrennte Dottermasse und waren so mit einander verwachsen, dass sie die Kopf- und Nackengegend einander zuwandten.

Fig. 4.

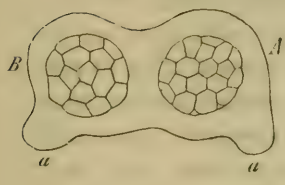
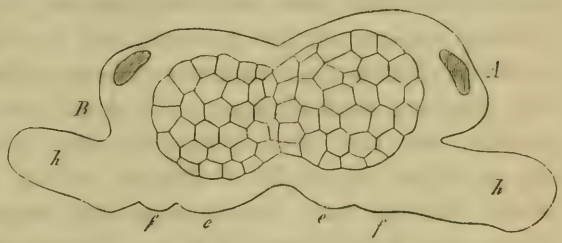


Fig. 5.



Die Längenachsen beider Embryonen fielen aber nicht in eine Linie zusammen, sondern bildeten einen stumpfen Winkel. Einer der beiden (*A*) ist etwas größer und zeigt auch schon an der Spitze des Bauchwulstes (*a*) ein Hellerwerden der Zellen, nämlich das jetzt beginnende Auftreten der Schwanzblase. Sie vollführten beide sehr lebhafte Rotationen um eine durch ihre Dottermasse gehende Achse und entwickelten sich, obwohl etwas kleiner als andere in dieser Periode befindliche Embryonen, doch eben so schnell als jene. Aus der ferneren Entwicklung ist hervorzuheben das Zusammenstoßen der beiderseitigen Dottermassen, Fig. 5. In letzterer bedeuten *ff* die Anlagen der Tentakeln, *hh* die Schwanzblasen. In darauf folgenden Stadien schien es, als ob der eine etwas größere Embryo den Dotter des kleinen ganz an sich ziehen wollte, doch ermannte sich der letztere wieder, so dass beide ungefähr zu gleicher Zeit ihre Reife erlangten. Am 30. Tage nach der ersten Beobachtung erfolgte das Auskriechen der Embryonen, die sich schon vorher, vielleicht gleich nach erfolgter Aufnahme des Dottersackes in den Körper, von einander getrennt hatten. Obwohl beide etwas kleiner sind als andere Embryonen, so sind sie doch ohne irgend eine Monstrosität. Die Lebern beider waren vollständig und normal gelagert, eben so die Reste der Vornieren im Nacken zwischen den Tentakeln.

Auch bei Embryonen von einigen Nacktkiemern (Doris, Polycera), in deren Eiern mehrere Embryonen (2—5, bei Doris bis zu 8) in einer einzigen, durch keine Septa geschiedenen Eiweißhülle sehr häufig vorkommen, hatte er Gelegenheit Doppelembryonen zu beob-

achten, bei welchen die Vereinigung ebenfalls an gleichnamigen Stellen Statt hatte. Sie traf bald den vorderen Rand der Segellappen, bald auch den Fortsatz aus dem sich der Kopftheil bildet, in welchem Falle zuweilen auch die beiderseitigen Fußtheile mit einander streckenweise vereinigt waren.

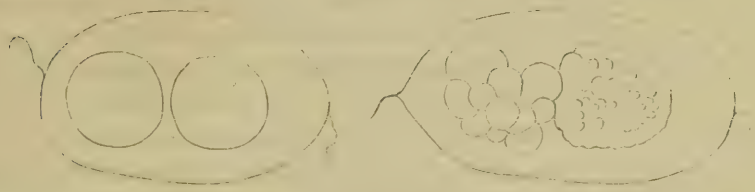
Über den Fall von Limax urtheilte Gegenbaur damals in folgender Weise: »Fragen wir nach der Entstehung des vorliegenden Falles, so finden wir zwei Möglichkeiten vorliegen; die Zwillingsbildung erfolgte nämlich entweder aus der Verschmelzung zweier in eine Eiweißhülle nahe zusammengebetteter Dotter, oder sie ging aus der Theilung eines einzigen, vielleicht etwas massenhaften Dotters hervor; der erste Fall ermangelt aller Wahrscheinlichkeitsgründe, da er weder durch die Größe der beiden Embryonen, noch auch durch die Art ihrer Aneinanderhaftung unterstützt wird, er bleibt daher eine reine Unmöglichkeit. Nehmen wir dagegen den anderen Fall an, der namentlich bei der relativ geringen Größe des Doppelembryo, so wie durch das Faktum, dass die Vereinigung beider Embryonen an einer gleichnamigen Stelle stattfand, hinreichende Bestärkung für seine Wahrscheinlichkeit und Zulässigkeit findet, so stellen wir uns vor, dass die Doppelbildung während der Durchfurchung des Dotters erfolgte und zwar aus einer Theilung des Dotters in zwei zusammenhängende Gruppen, von denen jede sich selbständig weiter entwickelte. Geht die Trennung weiter, so entstehen zwei von einander unabhängige Embryonen. Dass dies möglich ist, dafür sprechen in der freien Fortentwicklung kleiner, vom gefurchten Dotter sich loslösenden Partikeln Thatsachen, die bedeutsam genug sind, um näher berücksichtigt zu werden. Solche Dottertheile, wie abgelöste Furchungskugeln, durchlaufen bekanntlich noch eine Zeit lang eine bestimmte Entwicklungsreihe, überziehen sich mit einem Flimmerepithel und führen, bis die ihnen innewohnende Kraft erschöpft ist, ein selbständiges Leben. Ist die abgetrennte Dotterpartie eine beträchtlichere, warum sollte sie sich nicht, wenn sich so in ihr größere Summen von Entwicklungsfähigkeiten koncentrirt haben, zu einer höheren Stufe erheben und bis zu einem vollständigen Embryo entwickeln können?«

Die Beobachtungen an Philine, welche Lacaze-Duthiers mittheilt, wurden schon vor längerer Zeit gemacht, neuerdings ausführlich von ihm beschrieben und mit Abbildungen versehen[1]. Letztere

[1] Lacaze-Duthiers, Sur la formation des monstres doubles chez les Gastéropodes; Arch. de Zool. expér.; T. IV, pag. 483.

Abhandlung hatte ich erst kürzlich Gelegenheit im Originale kennen zu lernen und entnehme derselben Folgendes. Eine Eiweißhülle umgiebt jedes Ei und ist mit ihr in eine Schale eingeschlossen, die mit der vorhergehenden und folgenden durch einen Faden vereinigt wird. Alle Eier einer Legung bilden einen langen Rosenkranz von unzähligen Spiraltouren. Es können nun mehrere Eier in eine Schale kommen, was besonders leicht gegen das Ende der Kette geschieht. Dies ereignet sich sowohl in der Freiheit als besonders im Aquarium,

Fig. 6. Fig. 7.



wenn das Thier beunruhigt wird. Bei Aplysia, die in jedes Fach eine große Zahl Eier legt, eben so bei einer größeren Reihe anderer Gasteropoden dagegen bemerkte er keine Doppelbildung. Anfänglich war es ihm schwierig, die Anfänge zu erhalten, obwohl er zwei zusammenhängenden Thieren im Stadium der Morula begegnet war: später glückte es ihm, die Eier, die zu einer Doppelbildung werden sollten, vor der Furchung zu finden. Er zwang Philine künstlich, die Eier rascher zu legen, so dass deren zwei oder drei in jede Schale zu liegen kamen (Fig. 6 der obigen Holzschnitte). Die Eier sind vollkommen frei, wenn mehrere in einer und derselben Schale liegen. Die Richtungskörper stoßen sich aus wie gewöhnlich und auch die Furchung tritt in gewöhnlicher Weise auf. Das eine Ei kann sich schneller furchen, als das andere. Eine große Entodermzelle kann noch unbedeckt vom Ektoderm sein bei dem einen, während das andere Ei bereits die erste Embryonalform erkennen lässt. Die beiden Eier, die sich berühren, gehen nun Verschmelzungen mit einander ein (Fig. 7). Merkwürdigerweise waren es immer korrespondirende Theile und homologe Seiten, welche zusammenwuchsen. Es verschmolzen hier die beiden linken Seiten, nicht die rechte mit der linken u. s. w.

Hiernach würden bei den Gasteropoden zwei Beobachtungen sich gegenüber stehen und die eine der Verwachsung Zygosis, die andre der Theilung (Divisio) das Wort reden. Aber es liegt geradezu hier die Möglichkeit vor, dass in dem einen Fall die Beobachtung,

in dem andern die Beurtheilung eine richtige ist und dass beide Entstehungsformen sich unter gewissen Verhältnissen nicht absolut ausschließen.

Warum sollten nicht auch an einem Gasteropoden-Ei, wie es von Wirbelthier-Eiern feststeht, aus den gleichen, noch zu untersuchenden Gründen eine Theilung in zwei Embryonalbezirke stattfinden können, mit dem gleichen Ergebnis einer Doppelbildung; und warum sollten nicht unter den eigenthümlichen Umständen, in welchen zwei in einer Eischale befindliche und bei ihrer Weiterentwicklung in unmittelbaren Kontakt gerathende nackte Dotter- und Zellenmassen mit einander verschmelzen können? Ich nehme indessen an, dass auch bei Philine der andere typische Process der Doppelbildung, durch Theilung, nicht ausgeschlossen sei, sofern dessen besondre Ursachen in Wirksamkeit treten. Vor der Betrachtung der letzteren ist darauf aufmerksam zu machen, dass ein Fall zweifelloser Theilung des Dotters in zwei Embryonalbezirke unter den Wirbellosen, abgesehen von den schon genannten Würmern, auch bei den Arthropoden beobachtet worden ist. Es ist dies die von Reichert[1] beschriebene Doppelbildung des Flusskrebses: »Die Embryonen befinden sich hier einer hinter dem andern im Durchmesser des Eichens so zwar, dass sie das Schwanzende einander entgegen kehren und durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind. Die Ausbildung beider sich vollkommen gleichenden Embryonen war bis zur Anlegung der Maxillen vorgeschritten, Mund- und Afteröffnung sind angedeutet.« Es ist zu bedauern, dass die Angaben über diesen wichtigen Fall so dürftig sind; so viel aber geht doch mit Entschiedenheit aus ihnen hervor, dass der Ursprung dieser Doppelbildung dem von den Wirbelthieren angegebenen völlig homolog ist.

Lassen wir ferner die Achsenvermehrung in Folge von Zygosis, die in ihrer Verbreitung als bekannt vorausgesetzt werden kann, außer Betracht und fragen wir schließlich nach der letzten Ursache der Theilung eines Eies in mehrere Embryonalbezirke, oder nach der Ursache der Radiation, um einen früher von mir angewendeten Ausdruck zu gebrauchen, so liegt hier noch ein ausgedehntes offenes Feld vor. Dies wird nicht Wunder nehmen dürfen, wenn wir bedenken, dass überhaupt die Ursachen der Theilung von Zellen noch so sehr unbekannt sind.

---

[1] Reichert, in Froriep's Notizen Bd. XXIII, 1842, pag. 10.

Ist es unvollständige Theilung eines ovarialen Eies, welche die Veranlassung abgiebt zu späterer Duplicität und Triplicität der Achsen? Ist es die Gegenwart zweier Keimbläschen in einem Ei, welche jenes Ziel im Gefolge hat? Zwei Keimbläschen in einem Ei konnte man sich ausnahmsweise früherhin noch gefallen lassen, aber wie sah es, um nur dies zu bemerken, alsdann aus mit den von den Meisten kaum oder nur nebensächlich berücksichtigten dreifachen Achsen? Oder ist es, wenn nicht diese, eine andere Anomalie der Beschaffenheit des ovarialen Eies, welche die spätere Theilung bedingt? Mehrfache Mikropylen fehlten meinen Eiern.

Aber man wird nicht das Ei ausschließlich berücksichtigen dürfen, sondern auch das männliche Element in Frage ziehen. Schon die Alten haben daran gedacht, dass vielleicht Überfülle des letzteren (Empedokles) oder zwei ungleichzeitig sich in Bewegung setzende Samen (Demokrites) die Duplicität bewirken könnten. Zwei Spermatozoiden als Ursache der Doppelbildungen nahmen darauf naturgemäß besonders Diejenigen an, welche in den Spermatozoiden das eigentliche Individuum erblickten. In vertiefter Gestalt tauchte neuerdings eine den ersteren ähnliche Ansicht auf, wie schon oben bemerkt dahin gehend, dass, wie ein Spermatozoide die normale Befruchtung bewirkt, so das Eindringen von zweien in das Ei zu Doppelbildungen Veranlassung geben könnte. Es ist in diesem Falle eine Krankheit oder mindestens Schwäche des Eies, welche das Eindringen mehrerer Spermatozoiden gestattet. Im Falle aber auch nicht solche Besonderheiten der Befruchtung eine Theilung des Eies in mehrere Embryonalbezirke bedingen sollten, kann dann an eine spontane Theilung des befruchteten Eies in ursächlicher Hinsicht gedacht werden? Sogenannte äußere Ursachen als Veranlassung der Theilung fallen sicher außer Betracht; es genügt, die Tafeln unserer Doppelbildungen zu berücksichtigen. Als spontane Theilung würde natürlich nur eine solche zu verstehen sein, wie wir sie bei Theilung niederer Thiere wahrnehmen. Aber warum geschieht alsdann die spontane Theilung so selten, als eben Mehrfachbildungen vorkommen?

Eine sichere Entscheidung in Betreff der Ursachen der Theilung ist zur Zeit noch nicht möglich, am nächsten indessen liegt gegenwärtig allerdings das Princip der Hyperspermatisirung, wie man es auf Grundlage der Beobachtungen von Fol und Hertwig nennen könnte; obwohl es auch hier an Bedenken nicht fehlt.

Da nun aber die Ursache der Achsenvermehrung durch Thei-

lung noch nicht so vollständig erforscht ist, als wünschenswerth, so besteht eine gewisse Schwierigkeit auch in Hinsicht der Bestimmung der morphologischen Stellung der Mehrfachbildungen. Selbst die unbezweifelbare Gewissheit, dass, auch abgesehen von den erwähnten Würmern, gerade im Bereich der höchsten Wirbelthierklasse völlig normale, aus ihrem anfänglichen Zusammenhang sich lösende Embryonen aus dem Typus der Mehrfachbildungen hervorzugehen vermögen[1], kann über die bestehenden Schwierigkeiten nicht ganz hinweghelfen. Immerhin ist dieser Umstand sehr wohl im Auge zu behalten. Es hat sein Seltsames, das Extrem einer anomalen Bildung, wenn wir das Ganze ihrer Erscheinung als eine solche auffassen wollten, zur Lieferung normaler Produkte führen zu sehen, wie es bei den vollkommenen Diadelphen der Fall ist. Andrerseits könnte die Seltenheit dieser vollkommenen und die Häufigkeit der unvollkommenen Fälle bei den Säugethieren, der Auffassung der ganzen Erscheinung als einer normalen sich als ungünstig erweisen. Doch schon die Berücksichtigung der Entwicklung von Lumbricus trapezoides verwehrt es, den morphologischen Typus als solchen für eine Anomalie zu betrachten. Mag man aber mehr die vollkommenen oder die unvollkommenen Formen in den Vordergrund der Beurtheilung stellen, sicher ist, dass alle Bildungen dieser Art in einem Gegensatze zu den solitären Bildungen stehen und im Vergleiche mit den letzteren nothwendig als Stockbildungen (Cormi) aufgefasst werden müssen. Als solche sind sie desshalb oben schon bezeichnet worden, ohne dass dieser Ausdruck dort weiter gerechtfertigt worden wäre. Es sind allerdings Thierstöcke besondrer Art: sie entwickeln sich, solitären Bildungen gleich, ausschließlich auf Grundlage vorausgegangener Befruchtung; die Keimtheilung selbst erfolgt sehr frühzeitig, nicht in vorgerückteren Entwicklungsstadien. An ihrer Auffassung als Stockbildungen kann es auch nichts ändern, wenn es sich bestätigen sollte, dass eine Überfruchtung des Eies die Ursache der Keimtheilung darstellt. Vielmehr läge hierin nur eine ihrer Besonderheiten mehr: wir hätten alsdann Thierstöcke durch Überfruchtung.

Mögen sie sich nun mit oder ohne Überfruchtung bilden, die Häufigkeit und Planmäßigkeit bei den Einen (Lumbricus trapezoides), ihre Seltenheit und häufigere Unvollkommenheit bei den Andern giebt uns zwar ein Recht, sie bei den Einen als normale, bei den

[1] S. hierüber auch meinen Aufsatz: »Giebt es Stockbildungen bei den Vertebraten?« Morph. Jahrb. Bd. V.

Andern als anomale Erscheinung und Produktionsweise solitärer Fortpflanzung gegenüber zu betrachten, den morphologischen Typus der »Mehrfachbildungen« als solchen dürfen wir indessen ferner wohl nicht mehr als einen pathologischen auffassen.

Hier ist auch der Ort, anzuknüpfen an eine oben (Formbildung und Cellularmechanik) vertheidigte Auseinandersetzung, der zufolge das Ei nicht als ein sehr komplicirter, sondern in der Anordnung seiner Massen verhältnismäßig einfacher Apparat anzusprechen wäre. Denn es ist leicht zu begreifen, dass der Typus der Mehrfachbildungen, zumal wenn Überfruchtung als die Ursache der Keimtheilung in mehrere individuelle Centra sich bestätigen sollte, eine kräftige Bestätigung jenes Satzes enthält.

Wirft man, am Schlusse angelangt, noch einen Blick auf den zurückgelegten Weg, so wie auf die verschiedenartigen entwicklungsgeschichtlichen Gebiete, welche zu betreten waren, so sei er besonders dem gemeinschaftlichen Bande gewidmet, welches sie alle zu einem zusammengehörigen Ganzen verknüpft. Sie sind nicht allein mit einander verbunden durch die Gegensätze, welche die zusammengesetzte Bildung von der solitären, die defektive Formstörung von der einfachen Massenvergrößerung trennt: sie sind auch mit einander verbunden durch einen andern Gesichtspunkt, welcher im ersten Abschnitt in den Vordergrund der Betrachtung gestellt worden ist und von welchem aus die verschiedenartigen Leistungen des Keimes, seine normalen wie seine anomalen zu beurtheilen waren. Formbildung einerseits, Formstörung andererseits von dem gemeinsamen Gesichtspunkte der Cellularmechanik aus zu untersuchen und das innere Wesen dieses neuen, hier zum ersten Mal zusammenhängend geschilderten Zweiges der Naturwissenschaft an das Licht zu stellen, dieser Aufgabe galten vor Allem unsre Bemühungen. Wie schon jetzt, so wird der mit demselben Rechnende auch in der Zukunft der Embryologie reiche Aufschlüsse zu erwarten haben. Wie weit seine Tragweite in der Zukunft noch reichen werde, dies zu entscheiden muss allerdings jener selbst überlassen bleiben. Doch war es wichtig, von seiner Bedeutung schon jetzt entschiedenes Zeugnis abzulegen, die er theils an und für sich, theils in seinen besonderen Anwendungen besitzt. Denn da sein Inhalt und seine Grenzen das Gebiet der Transmutationslehre, wie in dieser Schrift nachgewiesen worden, nicht allein auf das Innigste durchdringen

sondern auch vertiefen, so erhellt schon allein hieraus sein Werth für die künftige Gestaltung der vergleichenden Embryologie. So liegt denn der Wunsch nahe, dass unter den die nächste Zeit der embryologischen Forschung leitenden Grundsätzen auch der hier vorangestellte seine Wirkungen entfalten möge, mit dem leuchtenden Ziele, die immer weiter zu erforschenden ontogenetischen Reihen mehr und mehr in Mechanik aufzulösen.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Prisma aufgenommen; Fig. 16, 24 bei durchfallendem, die übrigen bei auffallendem Lichte gezeichnet. Fig. 28 ist eine schematische Darstellung.

Tafel VII.

Fig. 1. Normaler durchfurchter Keim vom Lachs vom 3. Tage nach künstlicher Befruchtung. $^{12}/_{1}$. *k* Keim, *d* Dotter mit einzelnen durchschimmernden Dotterkugeln.

Fig. 2 und 3. Doppelbildungen vom Lachs auf später Entwicklungsstufe; die eine ($^{5}/_{1}$) mit nahezu resorbirtem Inhalt des Dottersackes und entsprechend geschrumpfter Wand des letztern; die andere ($^{1}/_{1}$), nach Knoch, mit zum Parasiten gestalteten einem Komponenten.

Fig. 4—9. Doppelbildungen vom Lachs früher Stufen. $^{12}/_{1}$.

Fig. 4. 10 Tage nach Befruchtung. Opponirte Einstellung der beiden vorderen Embryonalanlagen. *r* Keimring, *u* Uncus (Schwanz- oder Randknospe), *m* dünnes Mittelfeld der Keimscheibe mit durchscheinenden Dotterkugeln.

Fig. 5. 12 Tage nach Befruchtung. Die Anlage II zeigt acephale Verkümmerung; Einstellungswinkel ungefähr 160°. *i* innere, *e* äußere Zwischenstrecke, *r* Keimring.

Fig. 6 und 7. 10 Tage nach Befruchtung. Einstellungswinkel 45 und 40°. *i* innere, *e* äußere Zwischenstrecke, *u* Uncus.

Fig. 8. 10 Tage nach Befruchtung. Die beiden vorderen Embryonalanlagen hängen unmittelbar zusammen; parallele Achsen. *u* Uncus.

Fig. 9. 10 Tage nach Befruchtung. Unvollständige vordere Embryonalanlage; der Verbindungswinkel ist vorwärts offen; *v* vordere Spitzen der beiden Anlagen. *u* Uncus mit Randkerbe, *sch* Keimscheibe, *r* Keimring der letzteren, *d* zugehörige Dotterkugel, an welcher nur einerseits ein Theil der oberflächlich liegenden Dotterelemente gezeichnet ist.

Tafel VIII.

Fig. 10—14. Doppelbildungen. Fig. 15 Dreifachbildung der Forelle. $^{12}/_{1}$.

Fig. 10. 10 Tage nach Befruchtung. Keimscheibe mit 2 vorwärts divergiren-

den vorderen Embryonalanlagen; hinterer Zusammenhang derselben, kräftig ausgebildeter Keimring. Verbindungswinkel gegen 90°.

Fig. 11. 10 Tage nach Befruchtung. Zwei stark prominirende vordere Embryonalanlagen, die hinten zusammenfließen. Verbindungswinkel gegen 90° mit vorderer Öffnung.

Fig. 12 und 13. 10 Tage nach Befruchtung. Zusammenhängende vordere Embryonalanlagen, deren Spitzen den Zahlen 1 und 2 entsprechen. Fig. 12 mit schwacher, Fig. 13 mit starker vorderer Divergenz der Achsen. *u* und *u'* Haken.

Fig. 14. 14 Tage nach Befruchtung. Vordere Embryonalanlagen mit einem Einstellungswinkel von etwa 130°. *d* Dotterkugel. Die Konjunktion der Anlage I ist verzögert.

Fig. 15. 16 Tage nach Befruchtung. Drei Embryonalanlagen von ungleicher Stärke und Länge. Der Verbindungswinkel der Anlagen II und III hat vordere Öffnung und beträgt etwa 45°; zu ihrer Verbindungsachse steht die Anlage I in einem vorwärts offenen Einstellungswinkel von etwa 20°. Das Blastoderm hat den Äquator der Dotterkugel noch nicht erreicht.

Fig. 16. Querschnitt durch die Doppelanlage von Fig. 12. $^{32}/_{1}$. *d* Deckschicht, *e* Ektoderm, *m* Mesoderm, *en* primäres Entoderm, *en'* sekundäres Entoderm, *g* gallertig umgewandeltes primäres Entoderm, *k* Kerne des primären Entoderm, *v* Grenze beider Anlagen.

Tafel IX.

Fig. 17—22. Doppelbildungen vom Salmling. $^{12}/_{1}$.

Fig. 17. 12 Tage nach Befruchtung. Der Theil der Keimscheibe, welcher die zusammenhängende Doppelanlage trägt, erscheint nach hinten ausgezogen. *d* Dotterkugel, *u* Haken.

Fig. 18. 14 Tage nach Befruchtung. Die beiden zusammenhängenden Anlagen zeigen schwache vordere Divergenz. Die Anlage II ist etwas schwächer als die andere. *d* anstoßender Theil der Dotterkugel.

Fig. 19. 10 Tage nach Befruchtung. Beide Anlagen sind von einander getrennt und konvergiren vorwärts.

Fig. 20. 14 Tage nach Befruchtung. Die Anlage II hat sich normal ausgebildet, während die Anlage I in eine Gruppe von Höckern degenerirt erscheint. Verbindungswinkel beider Anlagen von etwa 60° mit vorderer Öffnung.

Fig. 21. 16 Tage nach Befruchtung. Die Keimhaut hat den Äquator der Dotterkugel überschritten. Der Komponent I der Yförmigen Anlage ist schwächer ausgebildet. *c* gemeinschaftlicher Körpertheil, *d* unbedeckter Theil der Dotterkugel.

Fig. 22. 16 Tage nach Befruchtung. Verkümmerte Doppelanlage. Die kleine Keimscheibe peripherisch in koncentrische Fältchen gelegt, ohne Keimring. Einstellung der Achsen auf 180°. Die Anlage I endigt in der Nähe der Peripherie, indem ihr Hinterende zur Seite weicht; die Anlage II, indem die beiden Leibeshälften stark divergiren.

Fig. 23. Doppelbildung vom Hecht.
72 Stunden nach Befruchtung. $^{17}/_{1}$. Die Zeichnung in der Lage auf-

genommen, dass die Keimpforte (*d*) sich dem Beobachter zuwendet. Die vorderen Enden beider Anlagen, welche den Äquator der Dotterkugel überschreiten, sind darum nicht sichtbar. Der Komponent I, etwas kürzer als II, befindet sich auf einer etwas früheren Entwicklungsstufe als II. *e* äußere, *i* innere Zwischenstrecke des Keimrings; * Vorsprung der inneren Zwischenstrecke, der die Keimpforte nierenförmig gestaltet; *b* Blastoderm, welches die Dotterkugel bedeckt mit Ausnahme der Keimpforte *d*.

Fig. 24. Querschnitt durch die Doppelanlage von Fig. 19. $^{46}/_{1}$. I, II, die Achsentheile beider Anlagen. *d* Deckschicht, *e* Ektoderm mit den Chorden, *en* primäres Entoderm, *k* dessen Kerne, *en'* sekundäres Entoderm, *m* Mesoderm, *do* Dotterkugeln.

Fig. 25. Doppelbildung der Forelle aus der Zeit des Ausschlüpfens. Anadidymus mit Verdoppelungsspuren bis zur Schwanzspitze. $^{5}/_{1}$. *a* von der einen Breitseite (Bauchseite), *b* von der andern Breitseite (Rückenseite). Bei *a* ein größerer, bei *b* ein kleinerer Theil des Dottersackes sichtbar. Am hinteren Rande des Dottersackes erkennt man bei *b* die verschmolzenen medialen Bauchflossen. In der Ansicht *a* sind die beiden lateralen Bauchflossen sichtbar, dahinter die Ausmündung eines einzigen Anus. Die Verbindung der Seitenrumpfmuskeln in der Ansicht *b* deutlich ausgeprägt.

Tafel X.

Doppelbildungen des Hühnchens.

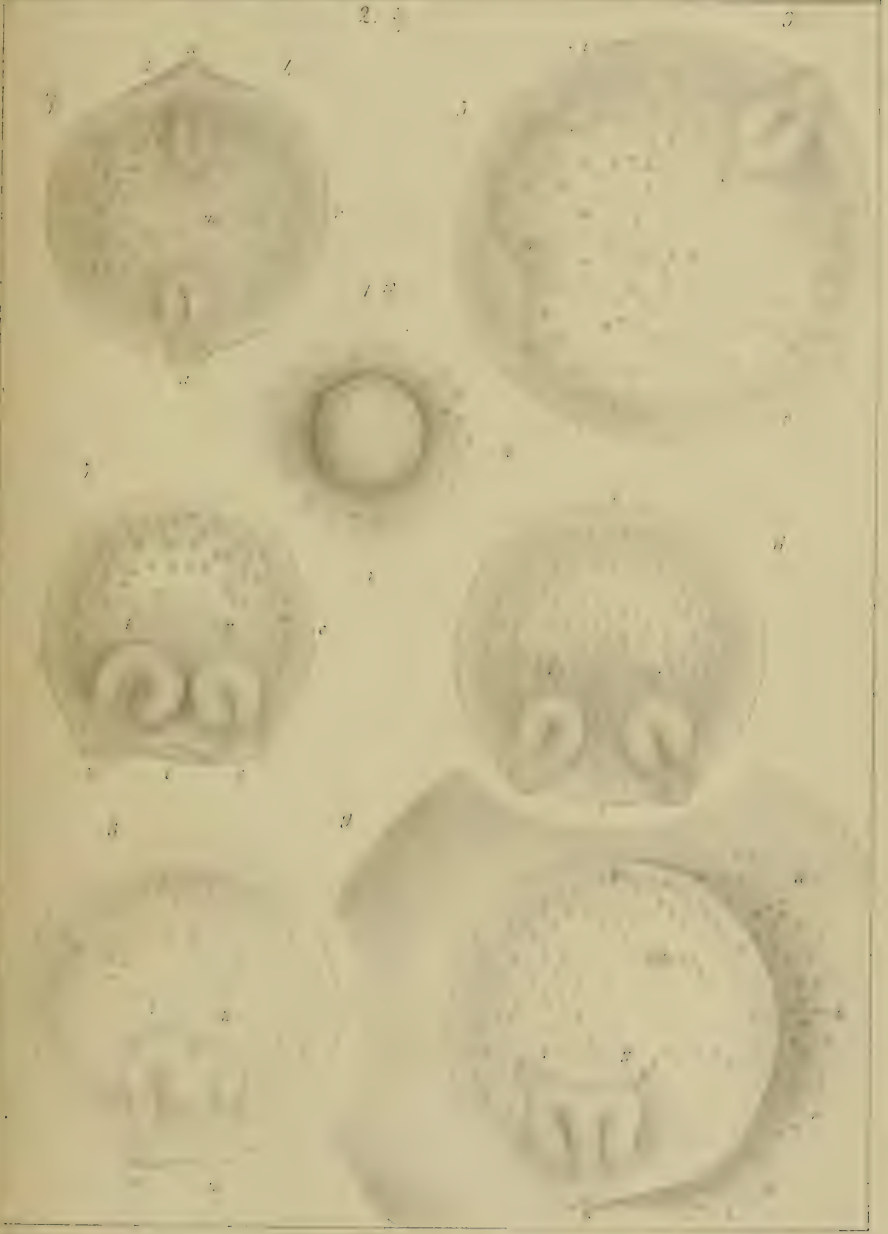
Fig. 26. Bebrütungsdauer gegen 36 Stunden. Prismazeichnung bei auffallendem Licht. $^{18}/_{1}$.

26*a* Rückenansicht, 26*b* Bauchansicht.

I und II, die beiden Komponenten, innerhalb einer dreieckigen Area lucida. Die Area vascularis (*av*) ist dunkel gehalten. *m* Medullarplatten des Embryo I, die Medullarfurche desselben zwischen sich fassend; *m'* Medullarplatten des Embryo II, eine Medullarfurche von ungewöhnlicher Tiefe und Form begrenzend; *p* Primitivrinne mit dem Primitivstreifen, *p'* ventrale Ansicht der Primitivstreifen, *pp* stark hervortretender Wulst in der Kopfgegend beider Anlagen, *v* Vorderdarm des Embryo I, *c* stark vorspringende Leiste, die von dem Wulste *pp* zum Primitivstreifen *p'* hinzieht.

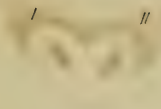
Fig. 27. Doppelhuhn vom 4. zum 5. Bebrütungstage. $^{13}/_{1}$. *am* vordere und hintere Amnionfalte, *c* die zusammenhängenden Köpfe beider Embryonen, *b* Kiemenspalten, *e* mediale vordere Extremitäten, *bl* Blastoderm.

Fig. 28. Schema der Divisio radialis einer Dreifachbildung. *a* dorsale Ansicht, *b* ventrale Ansicht bei vorgerückterer Stufe der Entwicklung, *bl* Blastoderm, *bs* Rest der Keimpforte mit den Primitivrinnen; I, II, III, die drei Embryonalanlagen. Die punktirten Linien der Ansicht *a* deuten die Grenzen der Embryonalbezirke an.

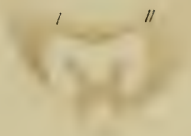


Lith. v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

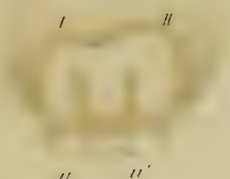
10.



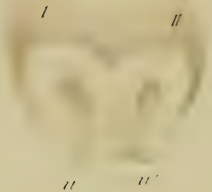
11.



12.



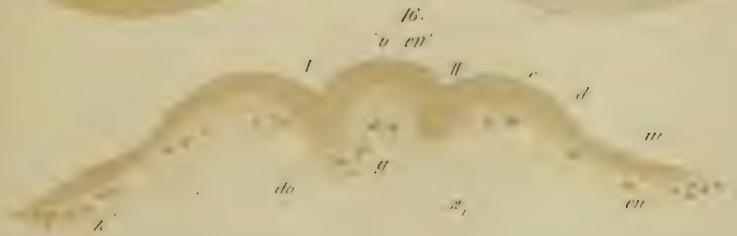
13.



14.

15.

16.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

26a.

26b.

II p m ap I m an p

p' II c pp v a ap I u ch p'

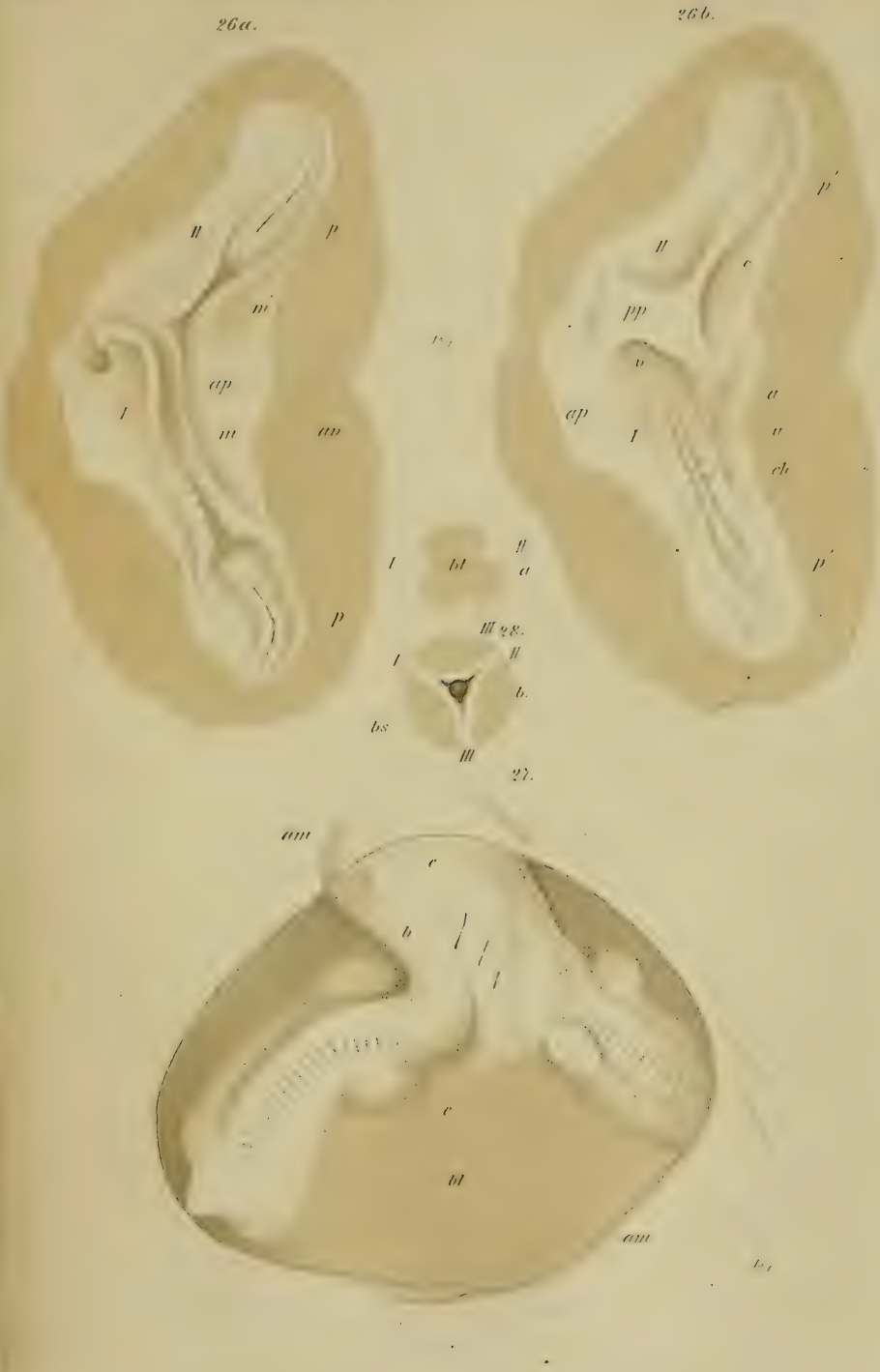
I bl II a

III 28.

I II b. bs III

27.

am c b c bl am



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden.

Von

Dr. J. Brock,

Privatdocent u. Assistent am zootom. Institut der Universität Erlangen.

Mit Tafel XI und XII.

Seit der Aufstellung einer besonderen Molluskenklasse der Cephalopoden durch Cuvier musste eine geraume Zeit verstreichen, bis die fortschreitende Vermehrung unseres Wissens eine weitere Eintheilung ermöglichte. Es war bekanntlich Owen vorbehalten eine solche mit dauerndem Erfolge durchzuführen, indem er schon 1832 in seiner Anatomie des Nautilus[1], eingehender aber in einer Arbeit aus dem Jahre 1841[2], die beiden Abtheilungen der Tetra- und Dibranchiaten wesentlich in dem Umfange begrenzte, in dem sie bis heute allgemein beibehalten worden sind. Das Verdienst dieser Eintheilung beruht indessen weniger darauf, mit scharfem Blick die Grenzlinie zwischen zwei natürlichen Gruppen zuerst richtig erkannt zu haben, als in der durch Owen's anatomische Untersuchungen über den Nautilus gegebenen Möglichkeit, die Cephalopoden mit äußerer Schale bestimmter zusammenzufassen und sie als niedriger organisirte Abtheilung den Dibranchiaten gegenüber zu stellen. Die natürliche Zusammengehörigkeit der letzteren ist eben so in die Augen fallend, dass sie lange vor Owen richtig erkannt war und auch Owen an der Begrenzung dieser Gruppe durch seine anatomischen Untersuchungen nichts zu ändern vermochte; und so

[1] R. Owen, Memoir on the Pearly Nautilus, publ. by the direct. of the royal college of surg. London 1832. pag. 57.

[2] R. Owen, Description of some new and rare Cephalopoda. Transact. zool. soc. Lond. vol. II. 1841. pag. 123.

haben denn die Dibranchiaten bis heute mit Recht für eine äußerst natürliche Gruppe gegolten, trotzdem seit Einreihung der Belemniten immer wieder Zweifel über die Möglichkeit einer scharfen Abgrenzung der hierher gehörigen fossilen Formen laut geworden sind.

Dieser sichere Boden, auf dem wir hier uns noch bewegen, schwindet aber sofort, wenn man nur einen Schritt weiter vorwärts thut und die einzelnen Abtheilungen, welche innerhalb der Dibranchiaten aufgestellt werden, auf ihre natürliche Begrenzung einer genaueren Prüfung unterzieht. Es ist bei dem heutigen Standpunkt unserer Kenntnisse gerade noch möglich, die beiden Unterabtheilungen der Deka- und Octopoden auch anatomisch genügend zu charakterisiren; darüber hinaus aber ist jede weitere Eintheilung nur auf rein äußerliche Merkmale basirt und jeder Versuch zu ihrer tieferen Begründung müsste, mit den heut zu Gebote stehenden Mitteln unternommen, nothwendigerweise scheitern, da unsere Kenntnisse in der vergleichenden Anatomie der Cephalopoden seit Owen nur sehr spärliche Bereicherungen erfahren haben. Die Ontogenie aber hat hier noch nicht zum Ersatz eintreten können, wo die Schwesterwissenschaft versagte. Zwar von nur wenig Formen, von diesen aber verhältnismäßig genau bekannt, hat sie bisher so eigenartige und im Ganzen sich so gleich bleibende Befunde geliefert, dass sie sich zu einer festeren Begründung der Dibranchiatensystematik in keiner Weise verwendbar gezeigt hat.

Es ist leicht, die Mängel unserer Kenntnis, auf welche so eben hingewiesen wurde, genauer darzulegen. So macht sich schon bei den Octopoden, welche gewöhnlich in die beiden Hauptfamilien der Philonexiden und Octopodiden eingetheilt werden, das Unvermögen, diese Eintheilung näher anatomisch zu begründen, sehr fühlbar geltend; denn von dem Wenigen, was wir über die Anatomie der Philonexiden wissen, kann ich einzig und allein in dem Besitz des Hectocotylus ein Merkmal von der Wichtigkeit eines Familiencharakters erblicken; mit eben so viel Recht könnte man aber auf die Schale hin für Argonauta eine besondere Familie aufstellen. Der seltsame Cirrhoteuthis wird allerdings von den meisten Systematikern zum Repräsentanten einer besonderen dritten Familie erhoben, es ist aber unmöglich, über seine Verwandtschaft zu den beiden anderen Abtheilungen irgend eine bestimmte Meinung zu äußern. Als der schwächste Punkt des ganzen Systems ist aber die von d'Orbigny [1]

[1] Férussac et d'Orbigny, Histoire naturelle générale et particulière des

herrührende auf einem ganz äußerlichen und unwesentlichen Merkmal beruhende Trennung der Dekapoden in Ögopsiden und Myopsiden anzusehen, und wenn trotzdem die meisten seiner Nachfolger mit einer gewissen Hartnäckigkeit an dieser Eintheilung festgehalten haben, so geschah dies wohl mehr, weil sie nichts Besseres an ihre Stelle zu setzen wussten, als dass sie damit die Dibranchiatensystematik für ein abgeschlossenes Gebiet erklärt hätten.

Ganz anders aber gestaltete sich auch hier die Sachlage, als in den Zielen der morphologischen Forschung durch die neu begründete Descendenzlehre ein so großartiger Umschwung sich vollzogen hatte. Mit der Frage nach der Genealogie, der wirklichen Blutsverwandtschaft des Dibranchiatenstammes und seiner einzelnen Abtheilungen musste auch die mangelhafte anatomische Konsolidation der letzteren noch ungleich mehr als früher sich geltend machen. Wenn es trotzdem hier zunächst beim Alten blieb und die so lange brach liegenden anatomischen Studien auch durch die neue Lehre so schnell noch keine Wiederbelebung erfuhren, so lag der Grund vielleicht darin, dass es vor der Hand wichtiger und auch ungleich verlockender war, die Verwandtschaftsbeziehungen der großen Hauptabtheilungen des Thierreichs wenigstens in ihren allgemeinsten Zügen zu ergründen, als der Genealogie kleiner, in sich abgeschlossener Formenkreise nachzuspüren. Es ist daher aus dieser ersten Zeit der reformirten morphologischen Forschung nur ein Versuch zu verzeichnen, das Dibranchiatensystem auch genealogisch darzustellen, nämlich der in der generellen Morphologie Haeckel's enthaltene[1]. Ich glaube aber, dass man die Absicht des berühmten Verfassers vollständig verkennt, wenn man diesen ersten Cephalopoden-Stammbaum einer schärferen Kritik unterwerfen wollte. Da er — so weit bekannt — sich nicht auf eigene Untersuchungen gründet, so konnte er nichts Anderes werden und ist auch im Wesentlichen nichts Anderes, als eine Umschreibung des alten Systems in die neue Form: es kam damals ja aber nicht so sehr auf den wissenschaftlichen Werth dieser Stammbäume und der in ihnen niedergelegten Summe neuer Erkenntnis, sondern in erster Linie darauf an, den Zeitgenossen den gewaltigen Unterschied in den Zielen der alten und neuen For-

---

Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835—1848. Introduct. pag. XV.

[1] E. Haeckel, Generelle Morphologie etc. Leipzig 1866. Th. II p. CXVI, Taf. VI.

schung — wenn ich mich so ausdrücken darf — an dieser Methode klar und übersichtlich vor Augen zu führen. Gleichwohl hat schon Haeckel nicht nur das jüngere Alter der Octopoden gegenüber den schalentragenden Formen erkannt, sondern auch die Stellung des Cirrhoteuthis innerhalb der letzteren vollkommen richtig zu würdigen gewusst.

Der hohe Aufschwung, den gleichzeitig das Studium der Entwicklungsgeschichte nahm, veranlasste wohl in erster Linie die theilweise sehr eingehenden Arbeiten, welche die folgenden Jahre uns über die Entwicklung der Dibranchiaten brachten[1]. Bei der ralativen Genauigkeit, mit welcher wir hierüber schon seit Kölliker[2] unterrichtet waren, ist nicht wohl anzunehmen, dass diese Arbeiten von der Hoffnung inspirirt worden sind, die Phylogenie der Dibranchiaten, sei es als Ganzes, sei es ihrer Unterabtheilungen auf diesem Wege zu erhellen, und sie haben in der That, eine so schätzbare Bereicherung unserer Kenntnisse sie auch sonst bilden, für die Phylogenie der Dibranchiaten wenig Resultate zu Tage gefördert, welche der vergleichenden Anatomie nicht eben so sicher und sicherer mit eigenen Mitteln erreichbar gewesen wären. Selbst der interessante und bedeutungsvolle Fund Grenacher's, dass es Cephalopoden giebt, die sich ohne äußeren Dottersack entwickeln, ließ bis jetzt keine unmittelbare phylogenetische Verwerthung zu, da diese Beobachtung zu vereinzelt dastand und das beobachtete Entwicklungsobjekt nur sehr unsicher mit einer erwachsenen Form identificirt werden konnte. Unter diesen Umständen darf es daher nicht Wunder nehmen, wenn die Wege zu dem bisher einzigen ernstlichen Versuche, für die Phylogenie der Dibranchiaten eine Grundlage zu schaffen, den wir v. Ihering zu verdanken haben, durch die schönen Untersuchungen Chéron's, Stieda's und Owsjannikow's und Kowalevsky's[3] über das Nerven-

[1] Mecnikow, Le développement des Sépioles. Arch. d. sc. phys. et nat. (Biblioth. univ.). Nouv. pér. tom. XXX. Genève 1867. — M. Ussow, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Arch. f. Naturgesch. Bd. XL. 1874. pag. 329. — Ray Lankester, Observations on the development of Cephalopoda. Quarterl. journ. mikrosk. sc. vol. XV 1875, pag. 37. — Grenacher, Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1874, p. 419. — N. Bobretzky, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachricht. d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntn. etc. b. d. Univ. Moskau. Bd. XXIV. 1877 (russisch).

[2] Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1843.

[3] J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. d. sc. nat. zool. sér. 5. vol. 5. 1866. p. 5.

system weit mehr geebnet worden sind, als es alle Resultate der Entwicklungsgeschichte bisher vermocht haben.

Die wesentlichsten Vorzüge des v. Ihering'schen Werkes[1] sind indessen, so weit es die Cephalopoden behandelt, in seinen Untersuchungen über die Phylogenie der Dibranchiaten als Ganzes, also über ihr genealogisches Verhältnis zu den Tetrabranchiaten zu suchen. Hier war schon genügendes thatsächliches Material vorhanden, um auf einigermaßen sicherem Fundament weiter bauen zu können, nicht so aber, wo es galt, über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Dibranchiatenabtheilungen zu einander ein bestimmtes Urtheil zu gewinnen. Wenn v. Ihering in der Lösung dieser Aufgabe weniger glücklich gewesen ist, so lag dies wohl auch an der Mangelhaftigkeit der anatomischen Basis, welche sich für Schlüsse von dieser Tragweite zu schwach erwies, mehr aber noch an einigen eigenthümlichen Umständen, die sich vereinigten, um die phylogenetische Spekulation nicht nur erheblich in ihrem Gang zu hemmen, sondern sie mitunter sogar in falsche Bahnen zu lenken. Erstens nämlich zeigt das Nervensystem der Dibranchiaten, welches als das wichtigste und am genauesten bekannte Organsystem v. Ihering auch hier wieder zum Ausgangspunkt seiner Betrachtungen wählte, gegenüber den sonstigen Verschiedenheiten ihrer Organisation einen so hohen Grad von Übereinstimmung, dass ihm der hohe Werth für die Ermittelung phylogenetischer Thatsachen, den es auf anderen Gebieten beansprucht, hier sicher nicht zugestanden werden kann. Dann aber sind die leichter zugänglichen Arten, welche bisher aus diesem Grunde fast ausschließlich der anatomischen und embryologischen Forschung gedient haben, entweder Endpunkte ausgedehnter phylogenetischer Entwicklungsreihen, wie Sepia und Eledone, oder zeigen doch mindestens hohe Differenzirungsstufen, wie Loligo und Octopus: es ist also klar, dass sie in ihrer Organisation nicht unmittelbar auf einander bezogen werden dürfen.

Alle diese Umstände mussten v. Ihering hinderlich in den Weg treten, besonders aber der letztgenannte, dass er in der Anzahl der anatomisch genügend bekannten Arten nicht über seine Vorgänger

— Ph. Owsjannikow & A. Kowalevsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'acad. imp. d. sc. de S. Pétersbourg. sér. 7. tom. 11. 1867. — L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXIV. 1874, pag. 84.

[1] H. v. Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, pag. 250.

hinauskam. Um die Stammesverwandtschaft der Ögopsiden und Myopsiden zu beurtheilen, stand ihm nur das Nervensystem von Sepia und Loligo und das eines einzigen Ögopsiden, Ommastrephes zu Gebote, und die Unterschiede, die er hier vorfand, mussten genügen, um ein höheres Alter der Myopsiden zu beweisen, trotzdem sie dazu doch zu geringfügig, dabei in der gegebenen Deutung durchaus nicht unanfechtbar erscheinen. In den Octopoden erkannte v. Ihering richtig, wie vor ihm schon Haeckel, das jüngste Phylum der Dibranchiaten; aber es war bei der Beschränkung seines anatomischen Materials etwas kühn, dieselben nur auf ihr paläontologisches Auftreten hin direkt von echten Dekapoden abzuleiten, während doch die eigenthümliche von ihm zuerst in ihrer Bedeutung hervorgehobene Verschmelzung des Ganglion buccale sup. mit dem Gehirn den Gedanken an ein viel höheres Alter dieser Abtheilung hätte nahe legen können. Dass v. Ihering endlich, nachdem er einmal die Myopsiden für die ältesten Dibranchiaten erklärt hatte, auch den Besitz nur eines Eileiters für das ursprüngliche Verhalten ansah, ist nur folgerichtig und er konnte hier um so eher glauben, das Richtige getroffen zu haben, als die Myopsiden in diesem Charakter allerdings mit einer so alten Form, wie Nautilus, übereinstimmen. So fruchtbar daher auch die v. Ihering'schen Untersuchungen sich für die Phylogenie der Cephalopoden und der Dibranchiaten als Ganzes erwiesen haben, so sind sie in den uns zunächst interessirenden Punkten hinter dem gesteckten Ziel zurückgeblieben, und gerade das Missverhältnis zwischen der scharfsinnigen Verwerthung des vorhandenen Materials und den damit nicht im Einklang stehenden Erfolgen zeigt klar, dass, wer hier weiter kommen will, sich zunächst eine ganz andere anatomische Basis schaffen muss.

Der erste Zweifel an der Richtigkeit der v. Ihering'schen Schlussfolgerungen über die gegenseitige Stellung der Ögopsiden und Myopsiden regte sich bei mir, als ich bei Gelegenheit ganz anderer Untersuchungen die Owen'schen Angaben über die Duplicität der Eileiter bei manchen Ögopsiden nicht nur bestätigen konnte, sondern bei noch mehr Formen, als Owen darauf hin bekannt waren, das gleiche Verhalten auffand. Eine Vergleichung mit den Octopoden lag jetzt nahe und der Gedanke war nicht von der Hand zu weisen, dass diese Abtheilung nicht nur in der erwähnten Eigenthümlichkeit des Gehirnbaues, sondern vielleicht auch in der Zweizahl der Eileiter das ursprüngliche Verhalten bewahrt haben könnte. War diese Vermuthung richtig, so mussten auch die Ögopsiden in diesem Punkte

sich weniger weit differenzirt zeigen, als die Myopsiden, und diese Betrachtung genügte in Verbindung mit dem Umstande, dass der Grenacher'sche Cephalopode, welcher in seiner Entwicklung deutlich einen niedrigeren Bildungsmodus vertritt, ziemlich sicher ein Ögopside ist, um die Frage nach den Verwandtschaftsverhältnissen der Dibranchiatenphylen als eine noch offene, ungelöste erscheinen zu lassen. Hier zu sicheren Resultaten zu gelangen, war aber nur mit Heranziehung auch anderer Organsysteme möglich, und so wurde ich auf eine Reihe von Untersuchungen geführt, deren Resultate nebst daran sich knüpfenden Betrachtungen im Folgenden kurz dargelegt werden sollen. Bevor ich indessen zu dieser meiner eigentlichen Aufgabe übergehe, halte ich es für angemessen, vorher kurz aus einander zu setzen, welchen Grundsätzen ich bei meinen Untersuchungen gehuldigt habe.

Was ich nämlich in Folgendem biete, soll nichts weniger als eine vergleichende Anatomie der Dibranchiaten oder auch nur der erste Versuch einer solchen sein. Indem meine Untersuchungen sich erst ganz allmählich auf alle wichtigeren Organsysteme ausdehnten und immer unter dem Gesichtspunkt angestellt wurden, Anknüpfungspunkte für phylogenetische Betrachtungen aufzufinden, verzichteten sie damit von vorn herein auf die Gleichmäßigkeit, welche nur Eigenthum der interesselosen, einzig und allein auf die Ermittelung des objektiven Thatbestandes gerichteten Forschung ist. Es traten sehr bald diejenigen Organsysteme vollkommen in den Hintergrund, welche sich als mehr oder minder gleichartig gebaut und damit für unsere Zwecke als unergiebig erwiesen, wie dies besonders für die Respirations-, die Cirkulationsorgane und einen Theil des Verdauungsapparates gilt. Schon auf diese Weise entstanden bedeutende Lücken in meinen Untersuchungen; die empfindlichsten aber finden sich doch da, wo ungenügende Menge und Beschaffenheit des Materials[1] der Zer-

[1] Ich habe ausschließlich an Spiritusmaterial gearbeitet, welches sich über die einzelnen Arten folgendermaßen vertheilte:

Chiroteuthis Véranyi. Fér., 1 ♀.
Enoploteuthis Owenii Vér., 2 ♂ und 2 ♀, nur theilweise gut erhalten.
Onychoteuthis Lichtensteinii Fér., 1 ♂, 3 ♀.
Ommastrephes todarus d'Orb., 5 ♀, nur theilweise gut erhalten.
Ommastrephes sagittatus d'Orb., 1 ♂, 3 ♀, eben so.
Sepioteuthis mauritiana Rüpp., 2 ♀, schlecht erhalten.
Loligo vulgaris Lam., zahlreiche Exemplare.
Sepiola Rondeletii Leach, eben so.

gliederung Einhalt gebot. Die gänzliche Nichtberücksichtigung der Sinnesorgane und des Centralnervensystems finden auf diese Weise ihre Erklärung, eben so aber auch zahlreiche andere Mängel, von denen selbst die am eingehendsten behandelten Abschnitte meiner Arbeit sich nicht als frei erweisen werden. Wo aber die leitende Hand eines Vorgängers völlig fehlt, wo gänzlich unbekannte Verhältnisse aus nur spärlichem Material zu eruiren sind ohne die Möglichkeit öfterer Nachprüfung und Ergänzung, da sind Ungenauigkeiten und Irrthümer doppelt verzeihlich, und ich glaube daher nicht ohne Grund eine besonders nachsichtige Beurtheilung der hier niedergelegten Untersuchungen für mich in Anspruch nehmen zu dürfen.

In der Darstellung der einzelnen Organsysteme hätten wir, der üblichen Reihenfolge gemäß, mit der Schale zu beginnen. Obgleich nun selbstverständlich für ein so oft und so genau beschriebenes Gebilde hier keine neuen Angaben zu erwarten sind, so möchte ich doch auf einige längst bekannte Verhältnisse hinweisen, welche bei phylogenetischen Betrachtungen nicht ganz außer Acht zu lassen sein dürften. Es lässt sich nämlich gewiss nicht leugnen, dass in den Kalklamellen der Sepienschale, welche bekanntlich als letzter Rest der Kammerung des Belemniten-Phragmoconus aufgefasst werden müssen, eine sehr alte Einrichtung bewahrt ist und dass in dem Verlust derselben so wie in dem der Kalkablagerung alle übrigen Dekapoden mit Ausnahme von Spirula auf einer höheren Differenzirungsstufe als Sepia stehen. Dem gegenüber ist indessen die auffallende Thatsache vollkommen vernachlässigt worden, dass die Schalen von

---

Sepia officinalis L., eben so.
Argonauta Argo L., 4 ♀.
Philonexis Carenae Vér., 6 ♂.
Tremoctopus violaceus Vér., 4 ♀.
Philonexis catenulatus Fér., 2 ♀.
Octopus vulgaris Lam., mehrere Exemplare.
Eledone moschata Leach, eben so.

Für die nicht unbeträchtlichen Kosten, welche die Beschaffung des Materiales verursachte, waren mir durch Hrn. Prof. Selenka die Mittel des Instituts in liberalster Weise zur Verfügung gestellt, wofür ihm an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen sei.

In Betreff des Chiroteuthis ist noch zu bemerken, dass ich hier nur ein sehr schönes Exemplar der hiesigen Sammlung mit ganz unverletzten Armen benutzen und, um dasselbe zu schonen, nur Mantelhöhle und Trichter durch Längsschnitte offen legen konnte, so dass meine anatomische Kenntnis dieser Species sich auf das beschränkt, was ohne weitere Verletzung erkennbar ist.

Loligopsis, fast allen Onychoteuthis-Arten, Ommastrephes und Dosidicus Eschrichtii Steenstr.[1] einen zwar kleinen, nichts destoweniger aber deutlichen Phragmoconus besitzen[2]. Wenn man aber einmal ein Urtheil abgeben sollte, welcher von diesen beiden Theilen der Belemnitenschale der morphologisch bedeutungsvollere ist, der Phragmoconus oder die Kammerwände, so würde man sich doch wohl für den Phragmoconus entscheiden müssen. Jedenfalls aber sehe ich nicht ein, warum die Schale der genannten Ögopsiden, die nur die Kammerung verloren hat, uns nicht eben so alte Zustände vor Augen führt, als die Sepienschale, der doch nur die Scheidewände des Phragmoconus geblieben sind. Wenn die erstere bisher noch nicht die Beachtung gefunden hat, welche sie verdiente, so mag wohl in erster Linie der Umstand dafür verantwortlich zu machen sein, dass die Sepienschale eine so ausgezeichnete paläontologische Vorgeschichte aufzuweisen hat, während die in Rede stehenden Ögopsidenschalen in dieser Hinsicht direkte Anknüpfungspunkte vermissen lassen.

Dass die Octopoden von schalentragenden Formen abstammen, geht aus ihrem anatomischen Bau mit großer Sicherheit hervor, wenn sie desshalb auch noch keineswegs gleich direkt auf echte Dekapoden bezogen werden dürfen. Da nun auch die Embryologie festgestellt hat[3], dass bei Argonauta eine Schalenkapsel wenigstens angelegt wird, wenn sie auch nachher wieder verschwindet, so ist der Befund eines Octopoden mit innerer Schale, des Cirrhoteuthis, der keineswegs, wie v. Ihering meint, eigentlich ein Dekapode ist[4], unter diesen Umständen nicht mehr als eine willkommene Bestätigung einer auch ohnehin gut fundirten Theorie[5]. Dass endlich die Schale

[1] Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn for Aaret 1856 pag. 120.

[2] d'Orbigny ist wohl der erste, der den Endconus der betreffenden Schalen mit dem Phragmoconus eines Belemniten verglichen hat (Paléontologie française. Terrains oolithiques ou jurassiques Tom. I. A Paris 1842 pag. 53).

[3] Ussow, l. c. pag. 352.

[4] v. Ihering, l. c. pag. 275.

[5] Ob die innere Schale des Cirrhoteuthis, die einen geschichteten Bau zeigt J. T. Reinhardt og V. Prosch, om Sciadephorus Mülleri Eschr. Kgl. danske videnskab. Selsk. naturvid. og. math. Afhandl. XII Deel. Kjöbenhavn 1846. pag. 7 des Sep.-Abdr.), wirklich der Dekapodenschale homolog ist, oder, was ich für wahrscheinlicher halte, den in der Mittellinie verschmolzenen Knorpelstreifen des Octopus Cuvier's stilets cartilagineux entspricht, bleibt noch zu entscheiden. Der geschichtete Bau dieser Knorpel (H. Müller, Zeitschr. f. wiss. Zool. IV 1852, pag. 342) ist zwar nicht zur Vergleichung heranzuziehen, da die Schichtung koncentrisch ist; aber da diese Knorpel, welche den seit-

des Argonauta-Weibchens ein erst innerhalb der Octopoden erworbenes Gebilde ist, bedarf wohl keines besonderen Beweises, wenngleich ihr isolirtes Auftreten nicht zu den geringsten Räthseln zählt, welche uns die Morphologie der Cephalopoden in so reichem Maße bietet.

Indem ich mich jetzt zur Darstellung der Muskulatur wende, muss ich vorausschickend bemerken, dass bei keinem anderen Organsystem nicht nur die Untersuchung, sondern auch die Darstellung mit ähnlichen Schwierigkeiten, wie hier, zu kämpfen hat. Ich habe meinem Zweck entsprechend die Muskulatur der Arme, des Mantels und der Flossen unberücksichtigt gelassen, weil hier nur Muskelschichten, aber noch keine isolirten Bündel vorkommen; aber auch, wo dies der Fall ist, wie bei der eigentlichen Kopf- und Nackenmuskulatur, ist es eine große relative Unselbständigkeit, vielfache Verwachsungen und eine Neigung, sich in Membranen, in Muskelhäute auszubreiten, welche schon der Untersuchung, noch mehr aber der vergleichenden Beschreibung sehr hinderlich in den Weg treten. Die Litteratur bietet zwar besonders in den Cuvier'schen und Owen'schen Arbeiten[1] eingehende Beschreibungen, dieselben beziehen sich aber

---

lichen die Schale stützenden Knorpeln von Sepia entsprechen, bei Octopus den Verlust der Schale überdauert haben, so ist es nicht wahrscheinlich, wenn auch nicht unmöglich, dass umgekehrt bei Cirrhoteuthis die Stützknorpel, welche als ausgedehnte Insertionsflächen besonders für Mantel- und Flossenmuskulatur eine große physiologische Wichtigkeit besitzen, früher als die Schale verloren gegangen sein sollten. Für die Phylogenie des Cirrhoteuthis und der Octopoden ist die Frage übrigens ziemlich gleichgültig, da die Cirrhoteuthis-Schale, auch wenn sie als die verschmolzenen Seitenknorpel aufgefasst wird, darum doch eine beschalte Stammform voraussetzt (vergl. übrigens auch, Carus & Gerstäcker, Handbuch d. Zoologie Bd. I. Leipzig 1868—75, pag. 627).

[1] G. Cuvier, Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817. pag. 13 sqq. — Owen, Artikel Cephalopoda in Todd's Cyclopaedia of anatomy and physiology. vol. I. Lond. 1836. pag. 525 sqq. — Cuvier & Duvernoy, Leçons d'anatomie comparée. Tom. 2. Paris 1837. pag. 7 sqq. — Sonst finden sich noch ausführlichere Angaben über Muskulatur bei: Blainville, Dictionnaire d. scienc. natur. Paris et Strasbourg 1816—30. Tom XLIII. 1826. pag. 173 sqq. — Poli, Testacea utriusque Siciliae etc. vol. III. Parma 1826. pag. 17 sqq. — Meckel, System der vergleichenden Anatomie, Bd. III Halle 1828. pag. 60. — delle Chiaje, Memorie su la storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Vol. IV. Napoli 1829. pag. 72 sqq. — Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 11. — Brandt & Ratzeburg, Medicinische Zoologie. Bd. II, Berlin 1829. p. 303. — Keferstein, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III. Abth. 2. Leipzig und Heidelberg 1862—66 pag. 1360—61. — R. Owen, Supplementary obser-

fast ausschließlich auf die wenigen gangbaren Arten (genau gekannt ist eigentlich nur Octopus), und es ist desshalb geradezu unmöglich, die in ihnen enthaltene Eintheilung und Nomenclatur durchzuführen, sobald eine größere Anzahl von Formen in den Bereich der Untersuchung gezogen wird.

Aus diesen Gründen sehe ich mich auch genöthigt, über die von mir gebrauchten Bezeichnungen einige Worte vorauszuschicken. Alle Muskeln, welche die Verbindung zwischen Kopf, Trichter und Mantel vermitteln, lassen sich in vier Gruppen unterbringen. Erstens nämlich können diejenigen, welche den Trichter vom Kopf entfernen, als Depressores infundibuli zusammengefasst werden, diejenigen, welche ihn nähern, als Adductores infundibuli. Alle Muskeln, welche dorsalwärts eine direkte Verbindung zwischen Kopf und Mantel herstellen, bezeichne ich als Nuchales und alle, welche ventralwärts vom Mantel oder Eingeweidesack zum Kopf ziehen, ohne den Trichter direkt zu berühren, als Retractores capitis, womit aber, besonders bei letzterer Bezeichnung keineswegs ein bestimmtes Urtheil über ihre Wirkungen abgegeben werden soll. Die beiderseitigen Fortsetzungen der Trichterwände, welche nach dem Nackenknorpel zu verlaufen, bilden eigentlich keinen besonderen Muskel; für die Beschreibung indessen ist es zweckmäßig, sie mit einem besondern Namen zu belegen, wozu ich den KEFERSTEIN'schen M. collaris »Kragenmuskel« gewählt habe.

Als die ursprünglichste Anordnung der Muskulatur betrachte ich aus später zu erörternden Gründen die von Enoploteuthis. Ihre Beschreibung möge daher den Anfang machen.

Der Depressor infundibuli (Fig. 1 *M. depr. inf.*)[1] ist ein langer starker Muskel, der zu beiden Seiten der Schale in dem Winkel, den Kieme und Eingeweidesack mit einander bilden, entspringt, gerade nach oben und etwas nach innen zieht und in die dorsale Trichterwand, für die er den größten Theil der Fasern liefert, nach außen bis zum Schließknorpel ausstrahlt. Der Retractor capitis lateralis (Fig. 1 *M. r. c. l.*) entspringt, wie dies ausnahmslos bei allen Dibranchiaten der Fall ist, mit dem vorigen zusammen mit kurzem

vations on the anatomy of Spirula australis Lamarck. Ann. mag. nat. hist. ser. 5. vol. 3. 1879. pag. 8.

[1] Man beachte, dass die Zeichnung, auf welche bei dieser Beschreibung verwiesen wird, nicht Enoploteuthis, sondern dem nicht in allen Punkten mit ihm übereinstimmenden Onychoteuthis entnommen ist. Es war dieser Übelstand bei der Beschaffenheit des Materials leider nicht zu vermeiden.

gemeinschaftlichen Stamme, bei Enoploteuthis und Onychoteuthis außerdem noch mit einer Reihe von Fasern zu beiden Seiten der Schale, welche aber von diesem Stamme nicht zu trennen sind, macht sich bald von dem Depr. inf. los und strahlt in die Haut des Eingeweidesackes aus, mit welcher er bis zu seiner Kopfinsertion eng verschmolzen ist. Er bildet ein plattes, sich an Stärke immer gleichbleibendes Muskelstratum, welches am Kopfknorpel in seinem ganzen Umfange inserirt. Unter den Augen setzt es sich nur am unteren Rande des Knorpels fest, sonst aber bedecken seine Insertionen die ganze freie Fläche des Kopfknorpels und reichen nach oben bis zu den Ursprüngen der Armmuskulatur. Dorsalwärts bleiben beide Muskeln nur bis zum oberen Rand des Nackenknorpels durch die gleich zu erwähnenden Retractores capitis mediani von einander getrennt, verschmelzen aber über denselben bis zur Insertion durch bogenförmig in einander ausstrahlende Fasern (Fig. 1 *z*), während sie ventralwärts ebenfalls schon kurz vor ihrer Insertion sich mit einander vereinigen. Es wird auf diese Weise mit Zuhilfenahme der Retractores medd., welche die dorsale Lücke ausfüllen helfen, eine vollkommen geschlossene muskulöse Kapsel geschaffen, welche sich nach unten allmählich verliert und in ihrem Innern Leber, Ösophagus, untere Speicheldrüsen und Aorta cephalica enthält[1]. Dorsalwärts ist diese Kapsel vom Kopfknorpel bis zum Ursprung des Retractor capitis medianus vollkommen geschlossen, ventralwärts aber nur in dem kleinen Stück, in dem die Retractores capitis laterales schon vor ihrer ventralen Insertion sich vereinigen, sonst aber, da ihre inneren freien Ränder stark nach außen divergiren, durch einen weiten Ausschnitt geöffnet, der die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks mit nach oben gerichteter Spitze hat. Es wird jedoch ein theilweiser Verschluss auch dieser Lücke erzielt, dadurch, dass eine — bei Enoploteuthis allerdings noch wenig entwickelte — Lage von Querfasern zwischen beiden inneren freien Rändern der Retractores ausgespannt ist, welche nach unten sich in die Haut des Eingeweidesacks verliert, von der sie überhaupt nicht gut sich trennen lässt[2]. Nach oben wird diese Schicht aber stärker und ver-

[1] Die »Tunique charnue des viscères« CUVIER's (Mémoires p. 13), OWEN's »muscular tunic of the liver« (Cyclop. pag. 530).

[2] Diese Schicht wurde von CUVIER bei den Octopoden, wo sie sich am stärksten entwickelt zeigt, als Diaphragma musculare beschrieben (CUVIER, Mém. pag. 12). Sie ist übrigens auch schon beim Nautilus vorhanden OWEN, Mem. pag. 17).

bindet hier nicht nur die inneren freien Ränder der Retractoren, sondern greift auch auf die freien Ränder des großen nach unten konkaven Ausschnittes des unteren Randes der dorsalen Trichterwand über, welcher durch die Vereinigung beider Depressores gebildet wird. Es kommt auf diese Weise eine bei Enoploteuthis nur auf eine schmale Zone beschränkte, bei Onychoteuthis und Ommastrephes aber breitere Verwachsung der dorsalen Trichterwand mit dem Diaphragma zu Stande, mit welchem bei sämmtlichen Cephalopoden[1] auch die Hinterwand der Vena cava bis zum Kopfknorpel hinauf muskulös verbunden ist. Gerade zwischen Kopfknorpel und unterem Trichterrand, ersterem etwas näher als letzterem, ist in dieses Muskelstratum, welches zwischen den inneren freien Rändern der Retractores cap. latt. und denen des Trichterausschnittes (oder der Depressores infundibuli, wie man beliebig sagen kann) ausgespannt ist, eine viereckige dünne Knorpelplatte eingebettet, welche ich noch nirgends erwähnt finde. Die dorsale Fläche dieser Platte bleibt frei und hilft mit die Leberkapsel bilden, die ventrale aber wird ganz von Muskelansätzen eingenommen, indem sich erstens Fasern der Retractores an sie ansetzen, zweitens nach oben Fasern von ihr ausgehen, die sich den Kopfinsertionen des Retractor zugesellen, drittens endlich der größte Theil, wenn nicht alle Querfasern von ihr ausgehen, welche zur dorsalen Trichterwand treten. Hart am unteren Rande dieser Platte wird die muskulöse Leberkapsel von dem gemeinsamen Stamm der Nn. viscerales durchbohrt, der hier aus der Leberkapsel auf die Ventralfläche des Eingeweidesackes tritt, eben so regelmäßig, wie weiter unten der N. infundibularis inf. die medianen Bündel der Kopfinsertionen des Retractor capitis durchsetzt um schräg nach außen und unten zur Trichterbasis zu ziehen.

Der M. retractor capitis medianus Fig. 1 *M. r. c. m.*) ist darum besonders merkwürdig, weil er der einzige Muskel ist, der seinem Verlauf nach wirklich einen Schalenmuskel repräsentirt. In wie weit diese Deutung wahrscheinlich ist, soll später erörtert werden; hier genüge nur die Bemerkung, dass die Ögopsiden die einzigen Dibranchiaten sind, welche diesen Muskel wenigstens zum Theil selbständig entwickelt besitzen. Er entspringt von der Schalenkapsel zu beiden Seiten der Mittellinie höher als der Depressor infundbl., nämlich da, wo die in ihrem oberen Theil schmale Schale sich plötzlich blattartig verbreitert, deckt die Schalenkapsel aufwärts

[1] Auch Nautilus nicht ausgenommen (Owen, Mem. pag. 28).

ziehend mit seinem Gegenüber, mit dem er sich in der Mittellinie berührt, vollkommen zu und inserirt am oberen Rande der ventralen Fläche des Nackenknorpels. Von dem Retractor cap. lateralis wird dieser Muskel jederseits durch einen tiefen Spalt getrennt, welchen der N. pallialis zum Austritt aus der Leberkapsel benutzt.

Es existirt endlich bei Enoploteuthis noch eine besondere muskulöse Nackenverbindung zwischen Kopf und Mantel. Es ist dies ein breites und starkes Muskelbündel, welches von dem unteren Rand des Nackenknorpels dorsalwärts von den Retractores cap. mediani entspringt, zuerst etwas nach unten zieht, dann sich wieder nach oben wendet und breit am unteren Rande des Mantel-Nackenschließknorpels inserirt. Höchst wahrscheinlich ist dieser Muskel desshalb nicht geradlinig zwischen seinen beiden Ansatzpunkten ausgespannt, um dem Kopf eine möglichst große Beweglichkeit zu sichern. Zwischen ihm und dem Retractor cap. med. tritt die Kommissur durch, welche zwischen beiden Ganglia stellata ausgespannt ist.

Adduktoren des Trichters sind bei allen Dekapoden zwei Paare entwickelt, von denen der Verlauf des oberen fast typisch ist. Der obere Adductor (Fig. 1 *M. add. inf. sup.*) entspringt von der oberen Hälfte der ventralen Hälfte des Kopfknorpels zu beiden Seiten der Mittellinie, seinem Gegenüber bis zur Berührung genähert und zieht mit ihm nach außen und unten divergirend zur dorsalen Trichterwand. An seinem unteren Rande und mit ihm parallel verlaufen die Zweige des N. infundibularis sup.

Der zweite meist schwächere Adductor ist seiner Lage nach bald ein inferior, bald ein lateralis. Hier verdient er mehr die erstere Bezeichnung. Er entspringt (Fig. 1 *M. add. inf. inf.*) ebenfalls zu beiden Seiten der Mittellinie unmittelbar unter dem Ursprung des Adductor sup., bezieht vielleicht auch noch Fasern von den inneren Kopfinsertionen des Retractor cap. lat. und zieht fast senkrecht abwärts zum unteren Rande der dorsalen Trichterwand, welche er dicht über dem N. infundibularis inf. erreicht.

Die ventrale Trichterwand endlich setzt sich seitlich in ein breites Muskelband fort, das den Kopf kragenartig umgiebt. Die Verhältnisse dieses Muskels, des M. collaris, sind bei allen Dekapoden mit Nackenschließapparat sehr gleichmäßige (vergl. Fig. 5 *A* und pag. 209 sqq.). Dorsalwärts inserirt er an den Seitenrändern des Nackenknorpels in ihrer ganzen Länge; sein unterer Rand bleibt ganz frei, während er oben sich nach innen und unten umschlägt und mit den Kopfknorpelinsertionen des Retractor cap. lateralis ver-

schmilzt. Es entsteht so ein unten offener, oben geschlossener Gang, der den ganzen Kopf umziehen würde, wenn er nicht in der dorsalen Mittellinie durch den Nackenknorpel, in der ventralen durch den Trichter unterbrochen wäre.

Mit Enoploteuthis stimmt Onychoteuthis eng überein und es genügt daher, nur die Differenzen hervorzuheben. So sind die Schalenmuskeln (Retractores cap. medd.) (Fig. 1 *M. r. c. m.*) vom Ursprung bis etwa zur Mitte ihres Verlaufes zu einem einzigen Muskel verschmolzen (Fig. 1 *M. r. c. m'.*) und fangen in dieser unteren Hälfte schon an, sich mit dem Retractor lateralis durch Querfasern zu verbinden (Fig. 1 *x*)[1], inseriren auch nicht mehr nur an dem oberen Rande des Nackenknorpels, sondern an seiner Ventralfläche in ihrer ganzen Ausdehnung, welches Verhalten von jetzt an festgehalten wird. Der Depressor infundibuli und der Retractor cap. lat. (Fig. 1 *M. r. c. l.* sind dagegen, letzterer mit Ausnahme seines oberen Theiles, weit schwächer als bei Enoploteuthis entwickelt, wogegen das Diaphragma musculare viel stärker angetroffen wird und auch tiefer hinabreicht. Der obere Adduktor (Fig. 1, *M. add. inf. sup.*) stimmt vollkommen mit dem von Enoploteuthis überein, der Adductor inferior von Enoploteuthis ist dagegen in seinem Verlauf etwas verändert und kann hier als lateralis bezeichnet werden. Er entspringt (Fig. 1 *M. add. inf. inf.*) lateralwärts vom Adductor medianus vom oberen Rande des Augendeckknorpels und zieht dorsalwärts vom Adductor medianus, mit dem er sich kreuzt, gerade nach unten zur dorsalen Trichterwand, wo er unter dem N. infundbl. inf. inserirt.

Auch die bei Enoploteuthis beobachtete Nackenverbindung ist in der Form nicht mehr wiederzufinden. Es giebt hier keinen unpaaren medianen Muskel mehr, sondern es wird die Kopfnackenverbindung durch zwei symmetrisch gelagerte dünne Muskeln hergestellt, welche sich etwas über der Durchtrittsöffnung des N. pallialis vom Retractor cap. lat. losmachen und gerade nach außen zum Mantel ziehen. Zwischen den Knorpelplatten des Nackenschließapparates besteht auf diese Weise keine muskulöse Verbindung mehr, es ist aber der Muskel in dieser Gestalt ein nicht zu verkennender Vorläufer des bei Sepiola und den Octopoden viel besser entwickel-

[1] Ein schwaches Muskelbündel (Fig. 1 *y*) sah ich noch von dem Schalenursprung des Retract. cap. med. aus in der Mittellinie der Schale bis zu ihrem hinteren Ende ziehen.

ten Muskels, der in der Folge als M. adductor pallii lateralis beschrieben werden wird.

Die beiden untersuchten Ommastrephes-Arten schließen sich in der geringen Entwicklung des Depressor infundbl. und des Retractor cap. lat., der stärkeren Entwicklung des Diaphragmas und dem Verlaufe der Adductoren ganz an Onychoteuthis an, zeigen aber in einigen Punkten wichtige Unterschiede, die alle als höhere Differenzirungen aufgefasst werden können. Vor Allem ist es die Verschmelzung der Retractores cap. medd. unter sich und mit ihren Nachbarn, den Retractores cap. latt., welche sich hier schon fast vollkommen vollzogen hat. Unter dem Durchtritt der Palliales ist ein Retractor med. überhaupt nicht mehr abzugrenzen, aber auch in seiner oberen Hälfte ist er wenigstens mit seinem Gegenüber vollkommen verschmolzen und macht mehr den Eindruck eines vom Nackenknorpel entspringenden Verstärkungsbündels für die dorsale Portion der muskulösen Leberkapsel, als den eines besonderen Muskels.

Eigenthümlich sind Ommastrephes noch zwei weitere Verbindungen des Kopfes und Trichters resp. Collaris, welche wohl als Neuerwerbungen aufzufassen sind. Die erste wird durch einen starken Muskel gebildet, der sich von dem Ursprunge des vierten Armpaares und dem oberen Rand des Augendeckknorpels losmacht, am inneren Augenrande nach unten zieht und gerade über dem Trichterschließknorpel inserirt. Der zweite Muskel ist sehr fein und kurz und zieht von der Haut des unteren Bulbus-Randes senkrecht zum Collaris herab. Ich muss es unentschieden lassen, ob der in gleicher Gegend bei den Octopoden anzutreffende Muskel eine Weiterentwicklung darstellt oder keine Beziehungen zu ihm besitzt. Bei Loligo ist dieser Muskel noch feiner, länger und etwas schräg dorsalwärts verlaufend, bei Sepia wird er ganz vermisst. Den ersten der beiden eben beschriebenen Muskeln habe ich aber weder bei Loligo noch bei Sepia finden können.

Bei Chiroteuthis Véranyi scheint die Muskulatur, wenigstens nach dem Verhalten des Depressor infundbl. zu schließen, außerordentlich schwach entwickelt zu sein.

Loligo bildet in der Muskulatur einen Übergang zwischen Ommastrephes und Sepia. Diese Form schließt sich in den meisten Punkten noch vollkommen an Ommastrephes an, bietet aber in der viel stärkeren Entwicklung des Depressor infundibuli, der stärkeren Entwicklung der seitlichen Theile des M. retractor cap. lat., der beginnenden Verwachsung desselben mit dem Mantel- und der

schmäleren Verwachsung der dorsalen Trichterbasis mit dem Diaphragma musculare eben so viel neue Züge dar, welche wir alle bei Sepia in viel stärkerer Ausbildung wiederfinden werden.

Der Depressor infundibuli (Fig. 2, *M. depr. inf.*) ist stark entwickelt, nimmt aber sonst seinen gewöhnlichen Verlauf. Der Ursprungskopf des M. retractor cap. lat. ist dagegen so kurz, dass er mehr das Aussehen eines Verstärkungsbündels hat, den der Depressor infundbl. an die stark ausgebildete muskulöse Leberkapsel abgiebt. Der Retractor capitis hat aber noch eine weitere bedeutungsvolle Ähnlichkeit mit Sepia aufzuweisen. Während nämlich bei den Ögopsiden die Nackenmantelverbindung sich auf einen schmalen Muskelstrang jederseits beschränkte, welcher dorsalwärts vom Gangl. stellatum vom Retractor capitis zum Mantel zog, erstreckt sich hier diese Muskelschicht, wenn auch sehr dünn und fein, fast bis zu den Kiemen herunter und hat dorsalwärts von sich den N. pallialis ziehen. Es sind dies die ersten Spuren der ausgedehnten Verwachsung, die wir bei Sepia zwischen Rückentheil des Mantels und den Seitentheilen der muskulösen Leberkapsel, welche hier, wie dort, äußerst stark entwickelt sind, zu beschreiben haben werden.

Die dem Diaphragma eingelagerte Knorpelplatte (Fig. 2, *C. d.* ist hier auch an ihrer ventralen Oberfläche ganz frei und nur von der Vena cava (Fig. 2 *V. c.*) bedeckt, die, wie es scheint, nicht an sie selbst, wohl aber zu beiden Seiten muskulös angeheftet ist. Sie ist hier kurz und stark, eiförmig, mit ihrer Längsachse der des Thieres parallel; die Nn. viscerales (Fig. 2, *Nn. v.*) durchbohren das Diaphragma hier etwas tiefer, als gewöhnlich, also nicht am unteren Rande der Knorpelplatte, sondern weiter unten. An ihren unteren Rand, eben so wie an die Seitenränder, setzen sich Bündel des Diaphragmas an, von dem oberen entspringen dagegen starke Bündel, welche sich den Kopfinsertionen des Diaphragmas zugesellen. Von der unteren Hälfte seiner Seitenränder entspringt eine immer noch breite, aber dünne Muskelschicht (Fig. 2 *x*), welche wagerecht nach außen zur Basis der dorsalen Trichterwand zieht, während über und unter ihr einige Fasern sich von der Mittellinie des Diaphragma, der Anheftungsstelle der Vena cava losmachen, um denselben Verlauf zu nehmen. Auf diese Bündel ist die Verwachsung des Diaphragmas mit der dorsalen Trichterwand hier allein schon reducirt.

Die Adductores infundibuli (Fig. 2, *Mm. add. inf. sup. inf.* verhalten sich bei Loligo vollkommen, wie bei Ommastrephes, wäh-

rend über die vom Augenrande entspringenden Muskeln vorhin schon das Nöthige bemerkt wurde. Der Collaris endlich hat die Eigenthümlichkeit aufzuweisen, dass er den obersten Theil der Seitenränder des Nackenknorpels mit seinen Insertionen freilässt, dagegen seine obersten Fasern als spitz zulaufendes Bündel zu den dorsalen Kopfknorpelinsertionen des Retractor capitis schickt, mit welchem er auch sonst in seiner ganzen dorsalen Partie durch eine feine hautartige Faserlage verbunden ist. Sepioteuthis scheint, so viel ich sah, wenigstens in den wesentlichen Punkten sich ganz an Loligo anzuschließen.

Der Zwischenraum, der Sepia von Loligo trennt, ist ein weiterer, als wir ihn bis jetzt zwischen zwei Arten festzustellen Gelegenheit gehabt haben, wobei indessen kein Zweifel ist, dass alle bei Sepia anzutreffenden Unterschiede nur höhere Differenzirungen innerhalb derselben Entwicklungsreihe bilden. Vor Allem ist das Verhalten des M. retractor cap. lat. charakteristisch. Dieser Muskel besitzt eigentlich hier gar keine Selbständigkeit mehr, der Kopf des Depressor infundib. giebt vielmehr gleich von Anfang an so viel Fasern seitlich an den Eingeweidesack ab, dass es aussieht, als wenn die Ursprünge des Depressor auf den Eingeweidesack gerückt wären und von einem besonderen Kopfe des Retractor gar nicht mehr die Rede sein kann. Ich kann daher den Retractor cap. lat. hier als besonderen Muskel nicht mehr anerkennen und werde also im Folgenden nur von einer muskulösen Leberkapsel und ihren einzelnen Ansätzen und Verstärkungsbündeln reden.

Eigentlich verdient aber auch die muskulöse Leberkapsel ihren Namen nicht mit Recht, da sie keinen geschlossenen Sack bildet, sondern hinten weit offen steht[1]. Ihre Fasern inseriren nämlich an dem Rückentheil des Mantels zu beiden Seiten der Schalenkapsel bis zum Ganglion stellatum hinauf, so dass unter dem Nackenschließknorpel die Leber ganz frei liegt und dorsalwärts unmittelbar an die Schalenkapsel grenzt. Trotzdem nehmen aber die sehr starken Kopfknorpelinsertionen der Leberkapsel den Kopfknorpel doch in seinem ganzen Umfange ein, was für dessen Dorsalfläche nur dadurch möglich wird, dass ein Theil der lateralen Fasern von der oberen Grenze der Mantelinsertion nach oben und innen konvergirend

[1] Wie dies schon Cuvier bemerkt hat, Mém. pag. 45. — Sein pilier de l'entonnoir ist mein Depressor infundbl., sein pilier de la tête mein Retractor capitis lat.

mit seinem Gegenüber zusammenfließt und nicht nur die dorsale Fläche des Kopfknorpels, sondern auch die untere Hälfte der Ventralfläche des Nackenknorpels mit seinen Insertionen bedeckt. Der ventrale Theil der Leberkapsel (Diaphragma musculare (Fig. 3 *D. m.* ist nicht nur an seinen Kopfknorpelinsertionen, dessen innerste Bündel sich schon mit den Armursprüngen vermischen, stark entwickelt, sondern bezieht auch viele Fasern vom Collaris, der an der Umschlagsstelle, wo er mit dem Diaphragma verschmilzt (Fig. 3. *Mc'*, eine bedeutende Stärke erreicht.

Der Diaphragma-Knorpel (Fig. 4) liegt, wie bei Loligo, unter der Vena cava in der Nähe des unteren Trichterrandes. Er ist an beiden Flächen ebenfalls von Muskelinsertionen ganz frei und auch die Vena cava (Fig. 3 *V. c.* scheint nur an seinen beiden Seiten dem Diaphragma angeheftet zu sein. Seine Gestalt (Fig. 4) ist länglich oval, oben abgerundet, während er nach unten in eine lange feine Spitze ausgezogen ist. Von den Nn. viscerales wird er etwa in der Mitte seiner Länge durchbohrt. An die Ränder dieses Knorpels inseriren nicht nur Fasern der muskulösen Leberkapsel, sondern er giebt auch 2 bis 3 distinkten Bündeln von Querfasern Ursprung (Fig. 3 *y*. Fig. 4 *x*), von denen ein mittleres meist viel stärker entwickelt ist und welche, mit dem N. infundib. inf. (Fig. 3, *N. inf. inf.*) etwa parallel laufend, gegen den unteren Rand der dorsalen Trichterwand ziehen. Auf diese Bündel ist hier die Verwachsung der dorsalen Trichterwand mit dem Diaphragma reducirt. Für die Vena cava mag noch bemerkt werden, dass in das sie umgebende Bindegewebe von den Kopfknorpelinsertionen der Leberkapsel Muskelfasern ausstrahlen, welche sich weit abwärts verfolgen lassen.

Der sich durch seine Lagebeziehungen zu den Nn. infundib. supp. als Homologon des Adductor infundib. sup. der übrigen Dekapoden kundgebende Muskel ist hier sehr schwach entwickelt (Fig. 3. *M. a. i.*), hat aber bemerkenswerther Weise mit seinem Gegenüber einen langen gemeinschaftlichen Ursprungskopf: da ein viel stärkerer Adductor weit über ihm entspringt, so muss er als Inferior bezeichnet werden. Dieser letztere, der M. adductor infundib. sup. (Fig. 3, *M. a. s.*) entspringt am oberen Rande des Kopfknorpels zu beiden Seiten der Mittellinie seinem Gegenüber, wie gewöhnlich, bis zur Berührung genähert, bezieht vielleicht auch von den Armursprüngen Fasern, steigt steil abwärts, sich mit dem Adductor inf. und den Nn. infundib. supp. kreuzend und inserirt etwas über dem unteren Rande der dorsalen Trichterwand. Als neu endlich kommt

bei Sepia eine Art von Adductor lateralis hinzu. Es ist dies (Fig. 3. *M. a. inf. lat.*) eine unmittelbar unter der Haut verlaufende breite dünne Faserschicht, welche sich nahe unter der Basis des ventralen und des angrenzenden Armpaares losmacht und fächerförmig in die Seitentheile des Trichters bis zum Schließknorpel hin ausstrahlt[1].

Der M. depressor infundib. (Fig. 3 *M. d. i.*) ist an seinem Ursprung mit den Mantelinsertionen der Leberkapsel, wie schon erwähnt, vollkommen verwachsen. Seine Trichterinsertion ist mehr auf die Innenfläche der ventralen Wand gerückt, wo er die Hauptmasse seiner Fasern gerade an der außen dem Schließknorpel entsprechenden Stelle ausstrahlen lässt. Der M. collaris (Fig. 3, *M. c.*) endlich ist bei Sepia durch die Stärke seines umgeschlagenen Blattes (Fig. 3, *M. c'.*) bemerkenswerth. Er inserirt breit an der unteren Hälfte der Seitenränder des Nackenknorpels, an dessen unterer Spitze er jedoch auch mit dem Mantel durch einige Fasern verbunden ist. Zwischen dieser Mantel-Nackenverbindung und der oberen Grenze der Verwachsung der Seitentheile der muskulösen Leberkapsel mit dem Rückentheil des Mantels tritt der N. pallialis hervor.

Uber den Verbleib des Schalenmuskels (Retractor cap. med.) bei Sepia eine bestimmte Meinung zu äußern, ist sehr schwer. Denkbar sind zwei Möglichkeiten: entweder ist er ganz verloren gegangen oder er ist ganz mit dem Retractor cap. lat. verschmolzen. Ich möchte mich noch eher für die erstere entscheiden. Es bliebe zwar dabei immer höchst merkwürdig, dass gerade eine Schale, welche eine so hohe Organisationsstufe bewahrt hat, ihren Muskel ganz eingebüßt haben sollte, andererseits aber ist es, abgesehen vom N. pallialis, der seitlich vom Retractor austritt und ihn nicht durchbohrt, wie er doch thun müsste, wenn er den Schalenmuskel in sich aufgenommen hätte, noch viel unwahrscheinlicher, dass die Retractores mediani hier nach einer schon auf einer früheren Differenzirungsstufe (Ommastrephes, Loligo) erreichten Verschmelzung in der

[1] Diesen Muskel finde ich schon bei Brandt & Ratzeburg, Med. Zool. II. pag. 303 erwähnt. — Der Muskel Taf. XXXII, Fig. 2 *c* bei diesen Autoren ist mein Depressor infundib., Fig. 2 *d* mein Retractor cap., Fig. 1 *c* mein Collaris. — Nach Cuvier's Bezeichnung (lec. d'anat. comp. 2me éd. II, 1837 p. 7) ist mein Depressor infundib. der »pilier de l'entonnoir« (pag. 14), mein Retractor cap. der »pilier de la tête«, mein M. collaris »la calotte charnue qui va joindre l'entonnoir«. Merkwürdigerweise werden die Adductoren des Trichters in den Leçons mit keinem Wort erwähnt.

Mittellinie von Neuem weit aus einander rücken sollten. Eine sichere Entscheidung lässt sich aber noch nicht geben.

Ich schließe die Reihe der Dekapoden mit Sepiola, weil diese Form, welche sonst im Allgemeinen an Loligo anknüpft, in einzelnen Zügen in überraschender Weise Octopoden-Ähnlichkeiten in den Grundplan einer Dekapoden-Muskulatur hineinträgt. Das Verhalten des Retractor cap. erinnert an Ommastrephes und Loligo, zeigt jedoch wieder Abweichungen, welche theils Sepiola eigenthümlich sind, theils auf den Verlust des knorpligen Nackenschließapparates und die Kürze der Schale zurückgeführt werden müssen. Wenigstens betrachte ich diese beiden Umstände als die Hauptursache, dass der Schalenmuskel, der dadurch in Ursprungs- und Insertionsfläche verkürzt wird, hier auch den letzten Rest seiner Selbständigkeit eingebüßt hat und vollkommen in den Retractor cap. lat. aufgegangen ist. Es entsteht auf diese Weise, da auch das Diaphragma musculare stark entwickelt ist, unter dem Kopfknorpel eine vollkommen geschlossene muskulöse Leberkapsel; aber die Verschmelzung des Retractor cap. med. mit dem lateralis ist in so fern noch über die bei Loligo erreichte Stufe hinaus gediehen, als die medianen Bündel der dorsalen Hälfte dieser Kapsel, in welchen man doch den Antheil des ehemaligen Retractor med. suchen muss, von den seitlichen nicht mehr durch einen sich tief herab erstreckenden Spalt getrennt sind, durch welchen der Pallialis tritt, sondern dass dieser Nerv, wie bei den Octopoden einfach in einem Loch die überall zusammenhängende Muskelmasse durchbohrt. Auch in Ursprung und Ansatz zeigen diese medianen Bündel ihre Eigenthümlichkeiten. Letzterer findet, da ein Nackenknorpel nicht existirt, am Kopfknorpel statt, der Ursprung ist aber bei der Kürze der Schale von dieser nach unten auf den Mantel gerückt. Da nun die Mantelursprungsköpfe des Retractor, welche hier bemerkenswerther Weise keinen gemeinschaftlichen Stamm mit dem Depressor infundib. haben, gleich nach ihrem Ursprung mit ihrer Rückseite mit dem Mantel verwachsen sind, so findet hier eine ausgedehnte dorsale Verwachsung der muskulösen Leberkapsel mit dem Mantel statt, und es lässt sich nicht verkennen, dass dieses Verhalten zu Sepia hinüber leitet. Bei Sepia ist indessen, auch wenn wir von dem möglichen Verschwinden des Schalenmuskels absehen, noch ein Schritt weiter geschehen, indem zwar die seitliche dorsale Verwachsung der muskulösen Leberkapsel beibehalten wird, dieselbe sich aber dorsalwärts weit öffnet und die

Retractores cap. lat. durch Verkümmerung ihres Depressor-Kopfes den Rang selbständiger Muskeln verlieren.

Die Adductoren-Gruppe zeigt merkwürdigerweise fast genau das Verhalten von Ommastrephes, insbesondere fehlt der starke Adductor lateralis nicht, welcher vom äußeren Augenrande zum oberen Rand des Trichterschließknorpels zieht, während der kleine, vom Bulbus-Rande entspringende allerdings vermisst wird. Eine Verwachsung des unteren Randes der dorsalen Trichterwand mit dem Diaphragma habe ich eben so wenig, wie einen Diaphragma-Knorpel hier finden können, doch ist es bei der Kleinheit der Theile leicht möglich, dass in dem Bindegewebe, welches den Raum zwischen beiden ausfüllt, auch Muskelfasern verlaufen.

Ganz im Gegensatz zu diesem Verhalten stehen nun die Eigenthümlichkeiten, mit denen Sepiola den typischen Octopoden sich nähert, ohne dass dabei, wie wir später sehen werden, eine direkte Verwandtschaft im Spiele wäre. Es sind dies das Bestehen einer Kopfnackenverbindung bei gleichzeitigem Mangel eines knorpligen Nackenschließapparates, das Vorhandensein eines muskulösen Mantelschließers (Bride antérieure CUVIER's), welcher sogar stärker, als bei den Philonexiden entwickelt ist, und das Auftreten eines Adductor pallii lat. in der charakteristischen Octopoden-Gestalt. Von diesen drei Eigenthümlichkeiten findet sich die Verwachsung des Mantels mit dem Kopf auch sonst noch bei Dekapoden, nämlich bei Loligopsis (wobei wir über das nähere Verhalten freilich nichts wissen), während die Bride antérieure oder der M. adductor pallii medianus, wie ich diesen Muskel zu nennen vorschlage, außer bei Sepiola und Rossia[1]) sonst nur noch von den Octopoden bekannt ist. Es ist mir indessen gelungen, bei den Ögopsiden mit Ausnahme von Enoploteuthis ein Gebilde aufzufinden, welches man vielleicht als Vorläufer dieses Muskels ansprechen könnte. Öffnet man nämlich bei einem Ommastrephes oder Onychoteuthis die Kiemenhöhle durch einen vorsichtigen Längsschnitt, der die Mittellinie vermeidet, so findet man, dass dieselbe kein zusammenhängendes Cavum bildet, sondern, wie bei den Octopoden durch ein sagittal

[1] R. OWEN in Sir JOHN ROSS, Appendix to the narrative of a second voyage in search of a North-west passage etc. London 1835. Natural history pag. XCVI. Sonst erfahren wir dort über das Muskelsystem von Rossia nichts, aber der Umstand, dass beim Bestehen eines medianen Mantelschließers eine muskulöse oder häutige Kopfnackenverbindung nicht existirt (l. c. pag. XCII), scheint darauf hinzudeuten, dass Rossia zwischen Sepiola und dem geraden Dibranchiatenstamm ein Bindeglied bildet.

gestelltes, in der Mittellinie von dem Eingeweidesack zur inneren Mantelfläche ziehendes Septum, in welchem mehrere starke Äste der Aorta posterior zum Mantel übertreten, in zwei Kammern getheilt wird. So weit stimmt dieses Septum bei Ögopsiden und Octopoden auf das beste mit einander überein; der einzige, allerdings sehr große Unterschied beider Gebilde ist, dass das Septum bei den Octopoden muskulös, bei den Ögopsiden dagegen häutig und sogar sehr fein ist; man vergesse jedoch nicht, dass auch die niederen Octopoden, die Philonexiden, den mittleren Mantelschließer weit weniger stark entwickelt als die höheren, zum Theil ebenfalls noch häutig zeigen, wie dies Owen für Argonauta (schon richtig bemerkt hat (Cyclop. pag. 530).

Wie es mit dieser Homologie aber auch bestellt sein möge, jedenfalls ist der Adduct. pall. med. hier schon so stark, wie bei den höchsten Octopoden entwickelt. Er entspringt mit zwei starken Schenkeln von den Wurzeln des ventralen Armpaares, tritt unter der dorsalen Trichterwand abwärts, und nimmt den Anus, auf welchen er wie ein Sphinkter wirken muss, zwischen sich, worauf sich beide Schenkel vereinigen und fächerförmig in die gegenüber liegende innere Oberfläche der ventralen Mantelwand ausstrahlen, so dass, wie bei allen Octopoden, die obersten Fasern fast wagerecht, die untersten dagegen schräg nach unten verlaufen.

Die Verbindung des Mantels mit dem Kopf ist hier noch in den Anfängen stehen geblieben und im Wesentlichen, wie bei Argonauta, nur eine Hautverbindung. Die Haut des Mantels geht allerdings breit vom Mantel auf den Kopf über: hat man sie aber abpräparirt, so findet man, dass der dorsale obere Mantelrand vollkommen frei ist. Zwischen Mantel und Kopf existirt unmittelbar gar keine Verbindung, nur der Collaris, welcher hier beim Mangel eines Nackenknorpels in sich selbst zurückläuft und einen nach unten offenen Gang rings um den Kopf bildet, der nur durch den Trichter unterbrochen wird (Fig. 5 *B*), schickt von seinem unteren Rande nahe der Mittellinie zwei Muskelbündel nach unten und vorwärts, welche ihn ziemlich tief unter dem freien Mantelrande zu beiden Seiten der Schale an den Mantel heften. Wir werden bei den Octopoden sehen, wie sich aus diesen ersten unscheinbaren Anfängen schrittweis festere Verbindungen entwickeln.

Der M. adductor pallii lateralis Cuvier's »bride latérale, qui joint la bourse à la masse viscérale«, Mém. pag. 13 ist hier zum ersten Mal in der typischen Octopodenform vertreten, für welche eine

seltsamer Weise noch nicht erwähnte Faserkreuzung[1] charakteristisch ist neben der anderen nicht minder konstanten Eigenthümlichkeit, den N. pallialis von seinem Hervortreten aus dem Eingeweidesack bis zum Ganglion stellatum scheidenartig zu umhüllen. Hier noch dünn und schwach, entspringt dieser Muskel fächerförmig von den Seitentheilen der muskulösen Leberkapsel dorsal- wie ventralwärts vom N. pallialis und kreuzt, indem er mit ihm an den Mantel zieht, seine Fasern so, dass die ventralen fast wagerecht nach außen ziehen und oberhalb des Gangl. stellatum sich dem Mantel inseriren, während die dorsalen unter dem N. pallialis durchtreten und erst am unteren Ende des Ganglion stellatum den Mantel erreichen.

Die Octopoden, zu denen wir uns jetzt wenden, bilden in der Muskulatur, wie mehr oder minder in allen übrigen Organsystemen eine fest in sich abgeschlossene Gruppe. Zwar findet innerhalb ihrer Grenzen eine meist sogar sehr kontinuirliche Weiterentwicklung statt: aber der Typus der Gruppe selbst ist bei den niederen Formen schon eben so scharf ausgeprägt, wie bei den höheren, und es sind daher auch die Anfangsglieder der sich hier findenden Differenzirungsreihen allen Bestrebungen, Anknüpfungspunkte an eine bestimmte Dekapoden-Gruppe zu finden, meist wenig zugänglich. So treffen wir bei Argonauta, welche Form zumal in der Muskulatur die niedrigste Organisationsstufe innehält, doch schon alle Octopoden-Eigenthümlichkeiten fertig abgeschlossen an. Dieselben gipfeln alle in der Tendenz, mit dem Aufgeben des knorpligen Nackenschließapparates festere muskulöse Verbindungen zwischen Kopf und Mantel herzustellen, was um so nöthiger wird, als der Eingeweidesack sich auch dorsal größtentheils vom Mantel losgelöst hat und die Kiemenhöhle im ganzen mittleren Theil des Körpers den ganzen Eingeweidesack umgiebt (Fig. 5 *C*). Zur Erreichung dieses Zweckes geht nun erstens die Rückenhaut, der auch bald eine Muskelschicht folgt, in großer Ausdehnung ununterbrochen auf den Kopf über, wie wir dies schon bei Sepiola fanden, und kommt es zweitens, wie dort gleichfalls, ausnahmslos zur Entwicklung eines Adduct. pall. med. und zweier Adductores pall. latt. Die dritte und hervorragendste Eigenthümlichkeit in dieser Hinsicht ist aber die von noch keinem Dekapoden bekannte Verwachsung des äußeren Blattes des M. collaris mit dem Rückentheil des Mantels zu beiden Seiten der

[1] Welche auf Cuvier's Zeichnung (Mém. Pl. 1 Fig. 2 *f*) deutlich erkennbar ist, im Texte aber nicht weiter erwähnt wird.

Mittellinie. Es handelt sich hier zwar um theilweise wenigstens schon bekannte Verhältnisse: da es aber doch nicht leicht ist, nach den schon vorhandenen Abbildungen eine klare topographische Vorstellung zu gewinnen, so habe ich, um das Verständnis des Folgenden zu erleichtern, die Schemata Fig. 5 konstruirt.

Bei den Dekapoden, mit Ausnahme von Sepiola (Fig. 5 *A*, vgl. z. B. auch Bobretzky, l. c. Taf. IX Fig. 87), inseriren beide Blätter des Collaris (Fig. 5 *A. C. i, C. e*) an den Seitenrändern des Nackenknorpels. Das äußere Blatt (Fig. 5 *A. C. e*) läuft nach vorn um den Kopf herum und geht ohne scharfe Grenze in die ventrale Trichterwand über. Sein unterer Rand endet in ganzer Ausdehnung frei, während der obere sich nach innen und unten umschlägt und sich an die Kopfinsertionen der muskulösen Leberkapsel ansetzt (mein »inneres Blatt« Fig. 5 *A. C. i*), in der ventralen Mittellinie aber nicht mit seinem Gegenüber zusammenhängt, wie das äußere Blatt durch die ventrale Trichterwand, sondern schon vorher mit freiem Rande endigt (Fig. 3, *M. c*). Sepiola steht nun genau in der Mitte zwischen Deka- und Octopoden. Hier ist der Nackenknorpel und mit ihm die dorsale Insertionsfläche des Collaris schon verloren gegangen, wie bei den Octopoden, dies hat aber noch nichts weiter zur Folge gehabt, als dass beide Blätter des Collaris in sich selbst zurücklaufen und einen mit Ausnahme des Trichters vollkommen geschlossenen Ring um den Nacken bilden (Fig. 5 *B*).

Noch ein Schritt weiter führt uns zu der Octopoden-Organisation (Fig. 5 *C*). Hier ist nicht nur der knorplige Nackenschließapparat, sondern zu Gunsten einer festeren Kopfmantelverbindung auch die Selbständigkeit des M. collaris[1] in seinem dorsalen Theile aufgegeben. Ein äußeres Blatt des Collaris existirt dorsalwärts nicht mehr, dasselbe zieht gerade nach hinten und innen und inserirt am Rückentheil des Mantels, der also hier für das äußere Blatt eintritt, wie auch daraus hervorgeht, dass er sich ebenfalls zum inneren Blatte umschlägt. Ein abweichendes Verhalten hiervon zeigt allein Argonauta, wie später näher zu erörtern sein wird; bei allen übrigen Octopoden aber ist das innere Blatt des Collaris in der ganzen Ausdehnung des Rückens gut entwickelt und erlangt, während es sich bei Tremoctopus Car. und viol. besonders beim Ansatz an die Leber-

[1] Eine erschöpfende Schilderung des Collaris findet sich auch bei Cuvier nicht. Er erwähnt ihn bei den Octopoden als »la calotte« (Mém. pag. 8), »calottes concaves vers la bourse« (ibid. pag. 14), calotte charnue qui va joindre l'entonnoir« (leç. 2. éd. II. pag. 14).

kapsel noch stark verdünnt, bei Tremoct. catenul. und den Octopodiden eine solche Stärke, dass es wohl die Hauptmasse der Fasern des Adduct. pall. lat. liefert. Unter diesem Umschlag beginnt dorsalwärts schon die Kiemenhöhle, welche sich von hier an ohne Unterbrechung bis auf den Grund des Eingeweidesacks erstreckt und der nach unten offene Halbkanal, den beide Blätter des Collaris mit einander bilden, ist dorsalwärts zugleich obere Grenze der Kiemenhöhle, wenn auch über ihm noch Haut und Muskelschichten direkt vom Mantel zum Kopf ziehen. Der Mantel hängt daher, wie schon Cuvier richtig erkannte, bei den Octopoden nur an wenigen Stellen mit dem Eingeweidesack zusammen: man muss aber zu den fünf, die er namhaft macht (Cuvier, Mém. pag. 8) noch die beiden Depressores infundibuli rechnen, so dass sich im Ganzen sieben ergeben, nämlich 1) »le fond«, 2) »le bord postérieur derrière le cou« (Collaris), 3) »une bride longitudinale charnue sous le bord antérieur« (M. adduct. pall. med.), 4), 5) »deux brides latérales également charnues« (Mm. adductor. pall. latt.), 6), 7. die Mm. depressores infundibuli.

Der Retractor capitis hat bei allen Octopoden in der Art wie bei Sepia seine Selbständigkeit vollkommen aufgegeben. Es findet sich auch hier nur noch eine vollkommen geschlossene muskulöse Leberkapsel, welche ihre Fasern vorzüglich vom Kopfknorpel in seinem ganzen Umfange bezieht. Cuvier hat also vollkommen das Richtige erkannt, wenn er für seine »Tunique charnue, qui enveloppe le foie et les viscères« in seiner Beschreibung eine der Arm- und Trichtermuskulatur gleichwerthige Kategorie aufstellt, denn es repräsentirt die muskulöse Leberkapsel hier in der That ein äußerst komplicirtes Gebilde, welches fast mit allen übrigen Muskeln des Körpers mittelbar oder unmittelbar auf irgend eine Weise zusammenhängt.

Aber auch die Depressores infundbl. sind in diese Unselbständigkeit mit hineingezogen worden. Obgleich sie noch mit gesondertem, sogar starkem Kopf vom Mantel entspringen, sind sie bei allen Octopoden ihrer ganzen Länge nach an ihrer Rückseite mit der dorsalen Leberkapsel verwachsen, in welche sie nach innen, besonders an ihrem Mantelursprung, als einzige Erinnerung an den Kopf des Retract. cap. lat., den sie bei den Dekapoden abgeben, starke Züge von Muskelfasern ausstrahlen lassen[1]. Dadurch gelangt die musku-

[1] »Le grand pilier de l'entonnoir . . . avant de se rendre à l'entonnoir, épanouit une partie de ses fibres sur le bas de la tunique charnue des viscères.« (Cuvier, Mém. pag. 13.

löse Leberkapsel ventralwärts zu einer viel stärkeren Entwicklung, als in ihrem Dorsaltheil, wozu die Fasern, welche die Kopfursprünge des mittleren Mantelschließers bei den Octopodiden ihnen zukommen lassen, noch das Ihrige beitragen mögen, und es mag daher nicht überflüssig sein, daran zu erinnern, dass die Bezeichnung »Diaphragma musculare« (Cuvier, Mém. p. 12) von dieser starken Muskelschicht herrührt, welche bei den Octopoden zwischen den inneren Rändern der Depressores infundbl. ausgespannt ist. Abgesehen von dieser konstanten stärkeren Ausbildung des ventralen Theils zeigt die muskulöse Leberkapsel dann noch eine fortschreitende Entwicklung, die von den Philonexiden zu den Octopodiden geht. Bei Argonauta und Tremoctopus ist sie besonders im dorsalen Theil noch sehr schwach, fast häutig, während sie Trem. catenulatus fast schon in der Stärke zeigt, wie sie bei den höheren Octopoden angetroffen wird. Am auffallendsten ist aber die Volumszunahme in der gleichen Reihe bei dem Adductor pallii med., wo sie schon von Owen bemerkt wurde (Cyclop. pag. 530) und mindestens eben so bei der muskulösen Kopfnackenverbindung (M. nuchalis); es lassen sich diese Verhältnisse indessen besser bei der Einzeldarstellung besprechen, zu der wir daher jetzt übergehen wollen.

Die niedrige Organisationsstufe, die Argonauta allen übrigen Octopoden gegenüber vertritt, kündigt sich schon in dem Fehlen der Muskelschicht unter der Haut an, welche sich vom Rückentheil des Mantels auf den Kopf überschlägt. Nimmt man diese Haut hinweg, so findet sich, dass auch der obere Mantelrand in der dorsalen Mittellinie sich nicht als inneres Blatt des Collaris umschlägt; das innere Blatt desselben verliert sich vielmehr schon etwas medianwärts von der Stelle, wo das äußere mit dem Rückentheil des Mantels verschmilzt, und erreicht höchst wahrscheinlich die Mittellinie nicht oder verdünnt sich wenigstens in ihr bis zu äußerster Feinheit. Um diese mangelnde Verbindung zwischen Kopf und muskulöser Leberkapsel zu ersetzen, hat sich eine ganze Gruppe von nicht weniger als fünf kleinen Muskeln entwickelt, von denen ich bei keinem anderen Octopoden irgend etwas gesehen habe und die ich daher nicht erst besonders benennen will. Einer von diesen Muskeln ist unpaar und liegt in der Mittellinie: ein sehr kurzer, feiner Strang, der vom Kopfknorpel zum oberen Mantelrand geht. Daneben finden sich zwei seitliche, welche vom äußeren, unteren Augenwinkel nach innen konvergirend zu beiden Seiten des unpaaren inseriren; endlich noch mehr nach außen ein viel stärkerer und längerer Muskel, der

genau in dem Zwischenraum zwischen dem dorsalen und dem benachbarten Armpaar entspringt, am äußeren Augenrand gerade nach unten zieht und da, wo das äußere Blatt des Collaris inserirt, seine Fasern fächerförmig in die äußere Muskelschicht des Mantels ausstrahlen lässt.

Der Depressor infundbl. (Fig. 6 *M. depr. inf.*) ist, wie schon bemerkt, mit der Rückseite mit der muskulösen Leberkapsel verwachsen; es dürfte vielleicht noch hervorzuheben sein, dass er hier, wie bei allen Octopoden, nicht nur in die dorsale Wand des Trichters, sondern auch in die ventrale bis zum Schließknorpel hin ausstrahlt. Der Adduct. pall. med.[1] ist sehr schwach entwickelt und zum größten Theil noch häutig, sein muskulöser Theil besteht eigentlich nur aus zwei schlanken Längsbündeln, die von den Basen des ventralen Armpaares herabkommen, dorsalwärts vom Trichter in die Mantelhöhle gelangen, den Anus zwischen sich nehmen und ihre Fasern gemeinschaftlich zur Innenfläche der ventralen Mantelhöhle schicken. Über und unter ihnen bleibt der Mantelschließer häutig. — Auch die Adductores pall. latt. (Fig. 6 *M. add. pall. lat.*) sind noch schwach entwickelt, doch ist die für alle Octopoden charakteristische Faserkreuzung schon deutlich ausgeprägt.

Die Trichtermuskulatur ist bei allen Octopoden, trotzder stärkeren Hautbefestigung des Trichters am Kopf, komplicirter als bei den Dekapoden, aber doch immer in sehr gleichmäßiger Weise wiederkehrend. Nicht weniger als vier Adductoren jederseits theilen sich hier in ihre Aufgabe, von denen wir aber nur die beiden inneren ihrem Ursprung und Verlauf nach mit den beiden der Dekapoden homologisiren können. Von diesen läuft der obere (Fig. 6 *M. add. i. med. sup.*), der mit seinem Gegenüber, wie auch bei Tremoctopus Carenae einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm besitzt, dorsalwärts von den Zweigen des N. infundbl. sup. (Fig. 6 *Nn. inf. supp.*) und parallel mit ihnen zur dorsalen Trichterwand, während der untere vom Kopfknorpel auf die Ursprünge des Adduct. pall. med. gerückt ist und eigentlich nur ein selbständig gewordenes Bündel dieses Muskels repräsentirt. Als Adduct. lat. sup. (Fig. 6, *M. add. i. lat. sup.*) bezeichne ich eine dünne dicht unter der Haut ziehende Faserlage, welche von der Außenfläche der Basen des ventralen Armpaares etwas nach innen und unten fächerförmig in

[1] Vergl. die treffende Schilderung Owen's New and rare Cephal. etc. pag. 118.

die Seitenränder des Trichters ausstrahlt. Dieser Muskel findet sich, eben so wie der vorhergehende, nicht bei allen Octopoden; desto konstanter ist aber der folgende, der Adduct. infundbl. lat. inf., der innerhalb der Gruppe sogar eine Weiterentwicklung zeigt. Es ist dies bei Argonauta ein langer platter Muskel (Fig. 6. *M. add. inf. lat. inf.*), der an der muskulösen Leberkapsel ungefähr am äußeren unteren Augenwinkel entspringt und am unteren Augenrande entlang wagerecht medianwärts zu den Seitentheilen des Trichters zieht[1]. — Endlich giebt es hier noch einen, ebenfalls bei den Octopoden sehr konstanten Muskel, den ich nach seinem Verlauf Bulbo-collaris nennen will (Fig. 6, *M. bulb.-coll.*); er entspringt sehr fein etwa in der Mitte des unteren Augenrandes und zieht dorsalwärts zum oberen Rand des Collaris über den vorigen, mit dem er sich kreuzt, hinweg.

Von einer eigentlichen Verwachsung der dorsalen Trichterwand endlich mit dem Diaphragma musculare kann bei Argonauta, wie bei den Octopoden überhaupt, darum nicht die Rede sein, weil die Depressores sich erst sehr hoch oben zur Bildung einer dorsalen Trichterwand vereinigen; die Verwachsung beschränkt sich hier auf die Depressoren allein, bei welchen sie dafür in einem sehr großen Umfange stattfindet.

Tremoctopus Carenae schließt sich in der Trichtermuskulatur, von der mir nur der Adduct. med. inf. zweifelhaft geblieben ist, der schwachen Entwicklung des Adduct. pall. med. und der Adduct. latt. und im Verhalten der muskulösen Leberkapsel vollkommen an Argonauta an. Nur die Kopfnackenverbindung ist sehr von der dort geschilderten verschieden und führt uns zum ersten Mal den wirklichen Octopoden-Typus vor. Unter der Haut, welche vom Mantel auf den Kopf übergeht, finden wir nämlich eine hier noch feine durchscheinende Faserlage, welche von der Außenschicht des Mantels zu den dorsalen Armen ausstrahlt und sich dort in eine Reihe von mehr oder minder distinkten Bündeln auflöst, welche besonders in den Interstitien zwischen den einzelnen Armen mit der Kopfmuskulatur verschmelzen[2]. Hat man diesen Muskel, welchen ich mit Keferstein Nuchalis nenne, entfernt, so findet man von der bei Argo-

[1] Bei Cuvier Mém. pag. 15 in dem seitlichen Paar, welches unter den Augen »par des fibres attachées à la tunique charnue« entspringt, wieder zu erkennen.

[2] Der große Muskel von Cuvier, der unmittelbar Arme und Mantel verbindet, Mém. pag. 14.

nauta beschriebenen Nackenmuskulatur nichts mehr, dagegen zeigt sich, dass das äußere Blatt des Collaris und wo dasselbe fehlt, der Mantel in der ganzen Breite des Rückens sich als inneres Collaris-Blatt zur muskulösen Leberkapsel umschlägt, welcher Befund von jetzt an konstant bleibt.

Bei Tremoctopus violaceus ist der Nuchalis, eben so wie der Adduct. pall. med. schon sehr viel stärker entwickelt; letzterer aber stimmt darin noch mit den vorhergehenden Arten überein, dass er noch nirgends mit dem Diaphragma verwachsen ist. Die Trichtermuskeln sind vollzählig vorhanden, der Adduct. lat. sup. ist sogar viel stärker entwickelt und greift mit seinem Ursprung auch auf die Basen des 3. Armpaares, wie mit seinem Ansatz auch auf den Collaris über; der Ursprung des Adduct. lat. inf. endlich hat seine dorsalwärts gerichtete Wanderung angetreten und ist schon bis an den äußeren Augenrand zurückgewichen.

Tremoctopus catenulatus ist vielfach nach der Richtung der Octopodiden hin entwickelt, namentlich ist der M. nuchalis und der M. adduct. pall. med. fast schon eben so stark, wie bei Octopus entwickelt, wie auch hier zum ersten Mal der dorsale Theil der Fasern des Adduct. pall. lat. ein bedeutendes Übergewicht über den ventralen bekommt und als ansehnlicher Muskelstrang bis zur Kieme hinunter zieht. Auch das Diaphragma musculare wird im oberen Theil sehr stark und zwar dadurch, dass beide Schenkel des Adduct. pall. med. mit ihm verwachsen und einen Faseraustausch eingehen, welches Verhalten von jetzt an konstant bleibt. Die Trichtermuskulatur lässt keine besonderen Abweichungen erkennen, doch fehlt ein Adduct. med. inf. und die supp. haben auch hier wieder einen kurzen gemeinschaftlichen Ursprungskopf.

Bei Octopus fällt vor Allem die starke Entwicklung des M. nuchalis auf, welcher sich nicht mehr mit der Dorsalseite des Kopfes begnügt, sondern jederseits noch ein Bündel am inneren Augenrande zu dem äußeren ventralen (3.) Armpaar schickt, wo sie mit den äußersten Bündeln des Adduct. pall. med. verschmelzen[1]. Dieser ist hier von Anfang an von der muskulösen Leberkapsel nicht mehr zu trennen, doch gehen die Fasern, welche von den ventralen Armen entspringen, 3—4 mächtige Bündel jederseits, wohl zum größten Theil in den Adductor über. Für die Trichtermuskulatur ist nur zu bemerken, dass der Adduct. med. inf. und der Adduct. lat. sup. fehlen.

[1] Vgl. die genaue Beschreibung Cuvier's, Mém. pag. 14.

wogegen die Ursprünge der Adductores latt. inff. noch weiter zurückgeschoben sind und sich in der Mittellinie des Rückens treffen, wie auch der Bulbo-collaris weit besser, als bei den Philonexiden entwickelt gefunden wird. — Zwischen Octopus und Eledone scheint ein wesentlicher Unterschied in der Muskulatur nicht zu bestehen; doch hat schon Owen darauf aufmerksam gemacht[1], dass der Adduct. pall. med. bei Eledone noch stärker, als bei Octopus ist[2].

Wir wären jetzt mit unserer Betrachtung der Muskulatur am Ende angelangt; der Weg aber, den wir von Enoploteuthis bis Eledone zurückgelegt haben, ist zu weit, um nicht einen kurzen Rückblick erwünscht scheinen zu lassen. Wir haben zwei Entwicklungsreihen verfolgt: die eine durch die Ögopsiden zu Sepia aufsteigend mit einem Seitenzweig Sepiola, die andere von Argonauta zu Octopus und Eledone hin. Mit Übergehung der kleineren Muskelgruppen, wie der Adductoren, deren Darstellung nicht so viel Raum beanspruchte, um einer Rekapitulation zu bedürfen, will ich mich gleich

---

[1] New and rare Cephal. etc. pag. 118.

[2] Anhangsweise gebe ich noch eine kurze Besprechung der bei Cuvier und delle Chiaje erwähnten Muskeln, welche noch nicht im Vorstehenden ihre Erledigung gefunden haben.

Die Muskeln 1, 2, 3 bei Cuvier (Mém. pag. 12) sind Arm- und Kopfursprünge der muskulösen Leberkapsel, welche als besondere Muskeln zu unterscheiden ich nicht für praktisch halten kann.

Seine Muskeln 7, 8, 9 entsprechen dem Rückentheil des inneren Blattes des Collaris, 9 vielleicht meinem Bulbo-collaris.

Von den zwei Trichteradductoren (pag. 14) ist der eine (Pl. I Fig. 2 *m*) der Adduct. med. sup., der andere (ib. *n*) der Adduct. lat. inf.

Bei delle Chiaje sind:

Corrugatori laterali = Depressores infundbl.

Corrugatori laterali posteriori = Retractor. cap. latt. (?).

Corrugatori terzi nicht zu identificiren (hinterste Bündel der Retractor. cap. latt. ?).

Corrugatore medio = Adduct. pall. med.

Corrugatori traversali = Adductor. pall. latt.

Costrittori laterali = Trichterschließknorpel.

Elevatori dell' infondibolo = Mm. adductor. infundbl.

Die Beschreibung der Muskulatur bei Blainville ist zu kurz, als dass sie, zumal beim Mangel von Abbildungen, mit den vorhandenen eine nähere Vergleichung zuließe.

Von den bei Poli (l. c. pag. 17) erwähnten Muskeln der Argonauta kann ich sicher nur identificiren:

M. mediastinus = M. adduct. pall. med.

Mm. fasciales = Mm. adductor. pall. latt.

den beiden interessantesten Punkten zuwenden, dem Verhalten der Retractores capitis und der Mantelnackenverbindung und glaube an Übersichtlichkeit und Kürze zu gewinnen, wenn ich die gewonnenen Resultate in Form einer Tabelle folgen lasse.

1) I. Retractores medd. cap. weder unter sich, noch mit den latt. verschmolzen. — Enoploteuthis.
II. Beginnende Verschmelzung der Retractor. medd. unter sich. — Onychoteuthis.
III. Verschmelzung der Retractor. medd. unter sich ganz, mit den latt. zum größten Theil vollzogen. — Ommastrephes. Sepioteuthis. Loligo.
IV. Verschmelzung vollkommen. — Sepiola.
V. Die Retractores sind in eine muskulöse Leberkapsel aufgegangen, welche hinten weit offen steht. — Sepia.
VI. Die muskulöse Leberkapsel ist vollkommen geschlossen, die Depressores infundbl. an sie angewachsen. — Octopoden.

2) I. Eine Gelenk-Kopfnackenverbindung vorhanden, der Collaris inserirt am Nackenknorpel. — Ögopsiden (mit Ausnahme von Loligopsis), Sepioteuthis, Loligo, Sepia.
II. Gelenk-Kopfnackenverbindung verschwunden. Der Collaris bildet einen geschlossenen Ring. — Sepiola.
III. Auch das Trichtergelenk ist rudimentär oder fehlt ganz, das äußere Collaris-Blatt ist mit dem dorsalen Manteltheil verwachsen. — Octopoden.

Wollen wir nun aber diese Tabellen weiter in unserem Sinne verwerthen, so ist zunächst die Frage zu erledigen, ob die aufgestellten Reihen in dieser Form sich mit der Phylogenie decken, d. h. ob Anfangs- und Endglieder sich als solche nachweisen lassen, oder ob sie nicht vielmehr umgekehrt werden müssen. Abgesehen von der hier nicht in Frage kommenden Ontogenie giebt es bekanntlich zwei Hilfsmittel, um die Richtung einer phylogenetischen Reihe zu erkennen: erstens nämlich der Nachweis, dass ein Fortschritt vom Einfachen zum Zusammengesetzten stattfindet, der sich mit der Entwicklungsrichtung anderer wichtiger Organsysteme deckt, zweitens aber der ungleich werthvollere Nachweis, dass die präsumptiven Anfangsglieder der Reihe zu Formen nächst niederer Gruppen Anknüpfungspunkte erkennen lassen. Der erste, denke ich nun, ist in vollem Maße als erbracht anzusehen. Es wird Jedem sofort

einleuchten, wie gezwungen die Deutung der ganzen Entwicklungsrichtung würde, wollten wir von einem so komplicirten Gebilde, wie der muskulösen Leberkapsel von Sepia oder gar eines Octopoden als Anfangsstadium ausgehen und sie in fortschreitender Entwicklung in die verschiedenen wohl von einander abgegrenzten Muskeln zerfallen lassen, die wir bei den Ögopsiden an ihrer Stelle finden, oder wenn die muskulöse Nackenverbindung die primäre Einrichtung wäre, welche im Laufe der Zeit erst einer Gelenkverbindung gewichen sein sollte. Kurz, ich glaube mich hierbei nicht weiter aufhalten zu dürfen, da ich unbedingter Zustimmung wohl sicher bin.

Misslicher steht es um den zweiten Nachweis. Hier kommt es in erster Linie auf das Verhalten von notorisch alten Formen, wie Spirula und besonders Nautilus an. Die Darstellung des Muskelsystems der Spirula bei Owen (l. c. pag. 8) ist nun aber nicht immer klar und wie die ganze Abhandlung überhaupt nicht frei von Lücken, doch gehen folgende uns hier interessirende Punkte mit Sicherheit daraus hervor. Die Retractores cap. und infundbl. (unsere Depressores) entspringen mit gemeinschaftlichem Ursprungskopf von der »aponeurotic sheath of the last shell-chamber«. Die Retractoren konvergiren, wie gewöhnlich, nach innen und sind ventralwärts durch ein dünnes zwischen ihren Rändern ausgespanntes Diaphragma musculare verbunden[1], während dorsalwärts die Leberkapsel unvollständig zu sein scheint. Es wird also ein besonderer Retractor cap. med. jedenfalls nicht erwähnt, so dass er fehlen oder mit dem Retract. lat. verschmolzen sein könnte, was bei einer so hoch organisirten Schale äußerst merkwürdig, aber nach dem Vorgange von Sepia nicht ohne Beispiel wäre. Das Verhalten des N. pallialis lässt sich nicht zur Entscheidung heranziehen, da er hier den Depressor infundbl. durchbohren soll; indessen würde Spirula mit diesem Verhalten unter allen Dibranchiaten allein stehen und so bin ich eher geneigt, hier einen Beobachtungsfehler zu vermuthen[2].

---

[1] Das »fine muscular web connecting or passing between the ‚retractores' or ‚crura infundibuli'«, l. c. pag. 10.

[2] Im Übrigen wird noch der Collaris als »valvular pallial fold« erwähnt pag. 4, 8); sein näheres Verhalten im Rückentheile ist mir nicht klar geworden, wie ich insbesondere nicht weiß, ob ich den »triangular shallow pit with a sligthly raised border« (pag. 4, als Nackengelenkknorpel deuten darf; das »thin fascicule« endlich, »attached to the pallial ganglion,« welches »passes distad and ventrad to the mantle« (pag. 8) ist wohl ein schwach entwickelter Adductor pallii lat.; ein sicheres Urtheil darüber kann ich aber ebenfalls nicht abgeben, da mir die Abbildung die Beschreibung nicht klarer gemacht hat.

Aber auch bei Nautilus finden wir (Owen, Mem. pag. 17) statt zweier Retractoren nur einen mächtigen Schalenmuskel, welcher am ganzen Kopfknorpel inserirt und zwischen seinen inneren Rändern ein Diaphragma musculare entwickelt hat, mit dem auch die Cava verwachsen ist (l. c. pag. 28). Es kann sich also, wenn wir die Muskulatur der Dibranchiaten überhaupt auf die des Nautilus zurückführen wollen, nur um drei Möglichkeiten handeln. Entweder ist der Schalenmuskel des Nautilus dem Retract. cap. med. der Dibranchiaten homolog, dann ist der Retract. lat. derselben erst eine spätere Erwerbung. Oder er ist dem Retract. lat. homolog, dann ist umgekehrt der Retract. med. den Dibranchiaten eingenthümlich. Oder endlich er ist beiden zusammen homolog, dann besteht die höhere Differenzirung der Dibranchiaten dem Nautilus gegenüber in dem Zerfall des einen Muskels in zwei gesonderte[1].

Die dritte Möglichkeit glaube ich nun ohne Weiteres von der Hand weisen zu können. Es erscheint zwar sehr plausibel, dass der Durchtritt des N. pallialis die Abspaltung des Retract. med. vom lat. allmählich zu Wege gebracht hat, aber dann erscheint es doch schwer begreiflich, dass der Pallialis die Muskulatur gleich bis zu ihren Ursprüngen hinunter spaltete und vor allen Dingen, dass auch das medianwärts von ihm abgetrennte Stück (meine Retract. medd., vergl. Fig. 1), bei Enoploteuthis vollständig und bei Onychoteuthis wenigstens theilweise noch einmal in der Mittellinie gespalten wurde. Weit schwieriger aber, ja kaum möglich ist es, zwischen den beiden ersten Möglichkeiten zu wählen. Gerade das Kopfskelett ist bei Nautilus und den Dibranchiaten so verschieden, dass Verlauf und Ansatz der in Rede stehenden Muskeln zur Entscheidung der Frage nicht weiter verwerthet werden können; zum Glück aber ist dieselbe für die Phylogenie der Dibranchiaten von wenig Belang, da wir, mögen wir nun den Retract. med. oder lat. als innerhalb der Gruppe erworben betrachten, in einem wie dem anderen Fall Formen, wie Enoploteuthis oder Onychoteuthis, die sie ganz oder theilweise getrennt zeigen, als die ältesten wenigstens in Beziehung auf die Muskulatur angesehen werden müssen. Ist aber einmal die

[1] Vollständig zurückzuweisen ist jedenfalls aber die Deutung Owen's, (Mem. pag. 17, Cyclop. pag. 530), welcher den Schalenmuskel des Nautilus, also seinen Retractor capitis der Dekapoden, bei den Octopoden in dem Adduct. pall. lat. wiederfindet. Zur Widerlegung dieser Ansicht genügt einfach schon das Verhalten von Sepiola, wo die beiden homolog sein sollenden Muskeln neben einander bestehen.

Sicherheit gewonnen, dass hier die Anfangsglieder der Differenzirungsreihen zu setzen sind, so ergiebt sich die Stellung der übrigen Glieder von selbst und wir dürfen daher getrost behaupten, dass Sepia und Sepiola nicht nur als hoch differenzirte Formen, sondern sogar als Endpunkt der Dekapodenreihe zu gelten haben.

In Betreff der Octopoden wurde schon bei der Betrachtung der allgemeinen Verhältnisse ihrer Muskulatur auf die Schwierigkeit hingewiesen, Anknüpfungspunkte an eine bestimmte Dekapodengruppe zu finden, und die specielle Beschreibung hat diese Behauptung gewiss nicht Lügen gestraft. Allerdings giebt es eine Form, Sepiola, welche, käme es nur auf die Muskulatur an, unzweifelhaft als dekapode Stammform der Octopoden zu gelten hätte, da sie nicht nur den Dekapoden entlehnte Züge (Verhalten der Adductoren und Depressoren des Trichters) mit Octopoden-Eigenthümlichkeiten (Adduct. pall. med. und lat., Kopfnackenverbindung) kombinirt, sondern auch in einzelnen (Verhalten des Collaris, vgl. Fig. 5 *B*) genau in der Mitte zwischen beiden Gruppen steht. Es ist aber mit Rücksicht auf die gesammte übrige Organisation des Thieres nicht der geringste Zweifel, dass diese Ähnlichkeiten und Gleichheiten nicht auf wirklicher Blutsverwandtschaft, sondern nur auf Homoeologie im Sinne v. Ihering's (l. c. pag. 10) beruhen, wie es denn auch niemals einem der älteren Systematiker eingefallen ist, Sepiola irgendwie den Octopoden zu nähern, trotzdem die hervorragendsten Merkmale der Muskulatur auch ihnen schon bekannt waren. Wir haben also hier zum ersten Mal die merkwürdige und vom Standpunkt der Descendenztheorie aus viel zu denken gebende Erscheinung vor uns, dass in den späteren Gliedern zweier von entlegenen Punkten aus divergirenden Reihen wunderbare Ähnlichkeiten in der Gestaltung von Organen oder ganzen Organsystemen entwickelt werden, die einer Erklärung durch bloße Anpassung mir wenigstens unzugänglich erscheinen. Wie in allen drei großen Dibranchiatenphylen die Entwicklung auf Reduktion der Schale gerichtet erscheint, dieselbe aber nur in dem jüngsten Phylum, den Octopoden mit ihrem völligen Verlust ihr Ende erreicht hat, so findet sich das Ziel, welches in Betreff der Kopfnackenverbindung angestrebt wird, nämlich häutige oder muskulöse Verbindung unter Aufgeben des knorpligen Gelenkapparates in dem ältesten Phylum (Ögopsiden) zwar schon angedeutet (Loligopsis), wird aber nie erreicht; in dem zweitältesten (Myopsiden) nur wenige Male und dann immer nur von Ausgangs-

gliedern Sepiola, Cranchia[1]. während das jüngste Phylum (Octopoden) auch in dem niedrigsten Vertreter Argonauta diese Stufe

[1] In der Owen'schen Beschreibung der Rossia (Appendix etc.) wird ein knorpliger Nackenschließapparat nicht besonders erwähnt, ist aber jedenfalls vorhanden, da die Abwesenheit jeder häutigen oder muskulösen Nackenverbindung ausdrücklich versichert wird. Cranchia scheint in der Differenzirung noch über Sepiola hinauszugehen, denn sie hat nicht nur den Nackenschließapparat, sondern wie die höheren Octopoden auch schon den Trichterschließapparat eingebüßt, dafür aber außer der dorsalen muskulösen Kopfnackenverbindung noch seitliche Verwachsungen zwischen unterem Trichterrand und Mantel entwickelt (Owen, New and rare Ceph. pag. 107, 108). Letztere Eigenthümlichkeit findet sich auch bei Loligopsis (Rathke, l. c. p. 154). Hand in Hand mit einem in eigenthümlicher Weise umgebildeten nicht mehr als solche fungirenden Trichterschließapparat, während der Nackenschließapparat intakt ist. Owenia schließt sich ganz an Loligopsis an, nur scheint hier der Trichterschließapparat vollkommen verloren gegangen zu sein (Mörch, Om Cranchia megalops, kgl. dansk. vidensk. Selsk. Skrift. V. Raekke naturw. og math. Afd. 1. Bind. Kjöbenhavn 1847). Sehr übersichtlich lässt sich diese Entwicklung muskulöser Kopfnackenverbindungen gleichzeitig mit der Reduktion der knorpligen Schließapparate in Form folgender Tabelle geben, an welcher auch der eigenthümliche phylogenetische Parallelismus sich gut bemerkbar macht.

I. Ögopsiden.	II. Myopsiden.	III. Octopoden.	
a. Knorpliger Nacken- und Trichterschließapparat entwickelt, keine muskulöse Kopfnackenverbindung. Ommastrephes, Onychoteuthis, Enoploteuthis, Chiroteuthis.	a. Eben so. Sepioteuthis, Loligo, Sepia.		
	b. Wie bei a, doch ist ein M. adduct. pall. med. entwickelt. Rossia.		
c. Trichtergelenk rudimentär oder fehlend, Nackengelenk vorhanden, Trichter seitlich mit dem Mantel verwachsen. Loligopsis, Owenia.	c. Ein Trichtergelenk vorhanden, Nackengelenk verschwunden, dafür eine muskulöse Nackenverbindung und ein Adduct. pall. med. entwickelt. Sepiola.	c. Trichtergelenk rudimentär, Nackengelenk verschwunden, muskulöse Nackenverbindung und Adduct. pall. med noch sehr schwach. Philonexiden.	
	d. Nacken- und Trichtergelenk verschwunden, eine muskulöse Nackenverbindung entwickelt, über den Adduct. pall. med. nichts bekannt. Cranchia.	d. Nacken- und Trichtergelenk verschwunden, muskulöse Nackenverbindung und Adduct. pall. med. sehr stark. Octopodiden.	d. Nacken- und Trichtergelenke verschwunden, Adduct. pall. med. noch nicht entwickelt, dafür Kopf, Mantel u. Trichter in größtbekannter Ausdehnung mit einander verwachsen. Cirrhoteuthis.

schon erklommen hat und bis zu seinen Endgliedern noch mannigfache weitere Differenzirungen den schon vorhandenen hinzufügt.

Nochmals auf die Differenzirungsreihen einzugehen, die innerhalb der Octopoden selbst hervortreten und immer von Argonauta zu Eledone laufen, dürfte wohl überflüssig sein, da das Nöthige darüber schon bei der Beschreibung bemerkt wurde. Cirrhoteuthis endlich trägt vielleicht in dem Mangel des Adduct. pall. med. (Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 12) ein sehr altes Verhalten zur Schau, welches durch eine sonst in dieser Form nicht wieder bekannte vollständige Verwachsung des oberen Mantelrandes mit dem Kopf, die nur die untere Trichteröffnung freigiebt, augenscheinlich kompensirt wird. Beide Merkmale würden, auch wenn wir sonst nichts von Cirrhoteuthis wüssten, wenigstens in ihrer Kombination nur auf eine sehr frühe Abzweigung vom Octopodenstamme gedeutet werden können.

An die Betrachtung des Muskelsystems schließen wir zweckmäßig eine Besprechung des Trichters und seiner Klappe an, deren Bildung und Entwicklung schon öfters bei morphologischen und phylogenetischen Spekulationen in verschiedener Weise verwerthet worden sind[1]. Bekanntlich kommt eine Trichterklappe Nautilus und den meisten Dekapoden zu, fehlt aber den Loligopsiden[2] und allen Octopoden. Sie ist größer und dem Eingange so genähert, dass sie auch bei unverletztem Trichter gesehen werden kann, bei allen Dekapoden mit Ausnahme von Sepia und Sepiola; bei diesen letzteren ist sie kleiner und hat sich mehr vom Eingang zurückgezogen. Darauf beschränkten sich bis jetzt unsere Kenntnisse dieses Gebildes und ich war daher nicht wenig überrascht, schon bei der ersten, etwas genaueren Präparation Verhältnisse aufzufinden, welche der Trichterklappe eine erhöhte morphologische Bedeutung zu geben scheinen. Es ist nämlich nichts weiter nöthig, als die dorsale Trichterwand durch einen in der Längslinie geführten Schnitt zu spalten, um sofort zu sehen, dass bei den Ögopsiden, Sepioteuthis und Loligo die Klappe eine vollkommene Verdopplung der dorsalen Trichterwand bildet, mit der sie nur lose durch Bindegewebe vereinigt ist (Fig. 2. *V. d.*). Es lässt

[1] Grenacher, l. c. pag. 471, v. Ihering, l. c. pag. 271.

[2] Loligopsis, Chiroteuthis, Histioteuthis und Véranya, was ich für Chiroteuthis bestätigen kann. Doch lässt sich nach dem sogleich zu erörternden Verhältnis, in dem die Klappe zur dorsalen Trichterwand steht, auf Abwesenheit derselben erst dann mit Sicherheit schließen, wenn auch die dorsale Trichterwand durch einen Längsschnitt gespalten ist, weil die Klappe sonst bei großer Kleinheit ihres freien Stücks leicht übersehen werden kann.

sich fast bis zu der Stelle, wo die dorsale Trichterwand an das Diaphragma geheftet ist, dieselbe vollständig in zwei Muskelblätter, die eigentliche dorsale Trichterwand und die Klappe trennen und auch an der unteren Grenze ist es die eigentliche Trichterwand, welche sich so verdünnt, dass der Depressor infundbl. die Hauptmasse seiner Fasern vielmehr in die Klappe ausstrahlt. So ist also die Größe der eigentlichen Trichterklappe, d. h. ihres frei über die innere Trichteroberfläche hervorragenden Stücks nur davon abhängig, in welcher Höhe das Bindegewebe, welches die ganze innere Oberfläche des Trichters und also auch das freie Stück der Klappe bekleidet, von dieser auf die dorsale Trichterwand sich überschlägt.

Eine nähere Präparation der letzteren lehrt aber noch weitere Eigenthümlichkeiten kennen. Entfernt man sorgfältig die Haut von ihr, so findet sich zu beiden Seiten der Mittellinie ein beträchtlicher oben oval abgerundeter Ausschnitt (Fig. 2 *I. s*), in welchem Muskelmasse ganz fehlt und die dorsale Trichterwand also nur durch die Klappe (Fig. 2 *V. s* gebildet wird. In der Mittellinie werden diese beiden Ausschnitte durch einen schmalen Streifen von Muskelsubstanz (Fig. 2 *y*) von einander getrennt und gleichen also beide zusammen einem breiten Rundbogenfester, das in der Mitte durch einen Pfeiler in zwei gleiche Hälften getheilt ist. Gerade am äußeren Rande dieser Ausschnitte inseriren die Mm. adductor. infundbl. supp.

Bei Sepia und Sepiola finden wir die erwähnten Ausschnitte der dorsalen Trichterwand ebenfalls wieder, die letztere ist aber im Verhältnis zur Klappe noch weit geringer entwickelt, verdünnt sich nach unten sehr rasch und ist schon über der Insertion des M. adduct. sup. nicht mehr als besondere Muskellage zu unterscheiden. Unterhalb dieser Stelle wird die dorsale Trichterwand einzig und allein von der Klappe gebildet (Fig. 3, *V. i*), welche im Gegensatz zu der ersteren nach unten immer stärker wird, und so empfängt hier die Klappe einzig und allein alle Fasern des Depressor, so weit dieselben nicht in die ventrale Wand sich begeben[1]. — Bei den Octopoden habe ich von allen diesen Gebilden nichts gefunden.

[1] Noch auf einen anderen Punkt möchte ich im Vorübergehen aufmerksam machen. Bei Sepia und Loligo fand ich an den Seitenrändern der ventralen Trichterwand, wenn ich die Haut sorgfältig abpräparirte, nicht weit unter der oberen Trichteröffnung ein Muskelbündel (Fig. 3 *x*), welches sich von der Trichterwand losmacht, um sich nach kurzem Verlauf fein zugespitzt wieder mit ihr zu vereinigen. Morphologische und physiologische Bedeutung sind mir gleich unverständlich.

Die phylogenetische Bedeutung der Trichterklappe ist wohl keine große. Das Verhalten von Nautilus lässt es zwar unzweifelhaft erscheinen, dass ihr Verlust gegenüber ihrem Besitz eine höhere Differenzirungsstufe bildet, aber der Verlust kann bei den Loligopsiden vollkommen unabhängig von den Octopoden stattgefunden haben und darf ohne andere wichtigere Gründe noch keineswegs auf wirkliche Verwandtschaft gedeutet werden. In der Ontogenie muss die Trichterklappe merkwürdig spät auftreten, da ich nirgends etwas über ihre Bildung erwähnt finde[1]; es wäre nach den vorstehenden Erfahrungen wohl möglich: dass sie durch sekundäre Spaltung der dorsalen Trichterwand entstünde.

Die Verschiedenheiten im Bau des Mantelschließknorpels, des Appareil de résistance von D'Orbigny, wie sie den Systematikern schon längst bekannt sind, lassen sich leicht auf einen Grundtypus zurückführen, der nicht nur morphologisch, sondern auch genealogisch als Ausgangsform angesehen werden muss. Es ist dies am Mantel das einfache dünne senkrecht stehende Knorpelstäbchen, an der Trichterbasis die damit artikulirende längliche ohrförmige Rinne, wie sie sich bei Enoploteuthis, Onychoteuthis, Spirula (Owen, l. c. pag. 4), Sepioteuthis, Loligo, Rossia (Owen, Appendix etc. pag. XCIV) und Sepiola findet. Hieran schließt sich Chiroteuthis Véranyi, bei dem der Mantelantheil des Schließapparates ebenfalls von einem senkrechten Knorpelstäbchen gebildet wird, das nur an seinem unteren Ende knopfförmig angeschwollen ist. Durch Verbreiterung dieses letzteren nach beiden Seiten entstehen die einem ⊥ gleichenden Schließknorpel von Ommastrephes, während wir uns die Knorpelspange nur verkürzt, die knopfförmige Endanschwellung noch stärker entwickelt zu denken brauchen, um die Schließknorpel von Sepia, dem einen Endpunkt der Dekapodenreihe zu erhalten. Owe-

[1] Die Epithelanhäufungen bei Bobretzky l. c. Taf. IX, Fig. 87 *x* sind, wie auch der genannte Autor sie deutet, sicher nur Anlagen des Trichterorgans. Wenn es nach v. Ihering »kaum zu bezweifeln sein dürfte« (l. c. pag. 272), dass das innere Faltenpaar der Trichteranlagen des Grenacher'schen Cephalopoden zur Klappe wird, so sehe ich mich vergebens nach Gründen für diese Behauptung um. Nach genauer Vergleichung der Grenacher'schen Zeichnung und Beschreibung kann ich mich nur der Bobretzky'schen Deutung anschließen (l. c. deutsche Tafelerklärung pag. 2), dass nämlich das äußere Faltenpaar zum M. collaris, das innere einfach zur dorsalen Trichterwand wird (M. depressor infundbl. von Bobretzky), welche durch Umbiegung der seitlichen Ränder median- und ventralwärts die ventrale Trichterwand schließt.

nia und Cranchia, welche auch in dieser Beziehung als Ausläufer erscheinen, haben den Trichterschließapparat ganz verloren (vergl. pag. 220 Anm.); die senkrechte Reihe von Knorpelhöckern, welche durch RATHKE (l. c. pag. 153) bei Loligopsis Eschscholtzii und durch GRANT (l. c. pag. 24) bei L. guttata bekannt geworden ist, ist, wenn auch vielleicht noch morphologisch, jedenfalls doch physiologisch kein Schließapparat mehr, wie auch aus der Abwesenheit des Gelenktheils der Trichterbasis und der vorhandenen muskulösen Verbindung zwischen Trichter und Mantel hervorgeht.

Mit Argonauta[1] betreten wir das Gebiet der Octopoden, hier identisch mit dem der rudimentären oder fehlenden Schließapparate. Die ohrförmige Gelenkhöhle der Trichterbasis ist wohl noch erhalten, aber der in sie passende Knorpel des Mantels ist vollkommen verloren gegangen, wenngleich er noch funktionell durch einen dem Mantelknorpel der Sepia gleichenden fleischigen[2] Höcker ersetzt wird. Dieser Höcker ist, wenn auch kleiner, noch bei Tremoctopus Carenae und Tr. catenulatus vorhanden, zugleich ist aber die untere äußere Spitze des Trichterknorpels in einen eingerollten Zipfel ausgezogen, der in eine Grube unterhalb des Mantelhöckers eingreift, so dass hier Erhöhungen und Vertiefungen ganz gleichmäßig auf beide Theile des Gelenks vertheilt erscheinen. Hiermit ist das letzte, bei Tr. violaceus erscheinende Reduktionsstadium eingeleitet. Hier ist der Knorpel auch an der Trichterbasis vollkommen verschwunden und als letzte Erinnerung an das Gelenk durch eine mit dem oberen Mantelrande parallele Falte eine nach unten offene Tasche gebildet, in welche das untere ventrale Ende der Trichterwand mit einem dem entsprechenden Theil von Trem. Carenae sehr ähnlichen, aber rein fleischigen Zipfel eingreift. Die Gelenkhöhle ist also schließlich noch ganz vom Trichter auf den Mantel verlegt worden und wir sehen auch hier wieder, dass beim Rudimentärwerden eines Organs selbst ganz typische Verhältnisse verloren gehen können und zwar, wie dies hier der Fall ist, sogar schon zu einer Zeit, wo selbst die Funktion noch nicht völlig erloschen ist. Octopus[3] und Eledone end-

---

[1] Vergleiche die genaue Beschreibung OWEN's, New and rare Cephal. pag. 116.

[2] Nach mikroskopischer Untersuchung.

[3] Ein Octopus (?), O. semipalmatus, besitzt noch einen rudimentären Schließapparat (OWEN, New and rare etc. pag. 112), derselbe ist aber nach D'ORBIGNY l. c. pag. 98 »évidemment identique« mit Philonexis Quoyanus d'Orb.

lich sind die Endpunkte der Octopodenreihe, indem sie bekanntlich keine Spur eines Schließapparates mehr aufzuweisen haben.

Die vorstehenden Erfahrungen lassen also, um es kurz zu wiederholen, innerhalb der Dekapoden einen sogar bei der Mehrzahl aller Formen erhaltenen Grundtypus erkennen, von dem aus bei Chiroteuthis, Ommastrephes und Sepia höhere Differenzirungsstufen im Sinne einer Weiterentwicklung, bei Cranchia, Owenia und Loligopsis im Sinne einer Reduktion erreicht werden. Die Octopoden würden unter den mehrfachen Reduktionsstufen, welche die Ausbildung des Mantelschließapparates mit der gleichzeitigen Entwicklung muskulöser Kopfnackenverbindungen unter den Dekapoden zur Auswahl darbietet, vielleicht am ersten noch an Sepiola anzuknüpfen sein, wenn dagegen nicht dieselben Bedenken geltend gemacht werden könnten, welche schon beim Muskelsystem (pag. 205) zur Sprache gebracht worden sind. Wir müssen uns daher begnügen, auf die sehr vollkommene Reihe hinzuweisen, welche sich innerhalb der Octopoden selbst nach dem allmählichen Verschwinden der Gelenkverbindung aufstellen lässt.

Das Centralnervensystem der Dibranchiaten scheint mir in hohem Grade gleichartig gebaut zu sein. Ich fand bei allen Ögopsiden die langgestreckte Form des Ganglion brachiale, wie sie von Ommastrephes todarus durch Hancock[1] bekannt geworden ist, eben so wie bei sämmtlichen Octopoden den Lobus suprapharyngealis, von dem wir durch Chéron wissen, dass er dem Ganglion suprapharyngeale der Dekapoden homolog ist (l. c. pag. 44) und konnte auch sonst keine wesentlichen Abweichungen von den bekannten Typen entdecken. Nichtsdestoweniger bin ich überzeugt, dass bei genauerer Untersuchung gewiss noch viele Unterschiede sich ergeben werden; aber der Erhaltungszustand meines Materials verbot hier gerade jedes nähere Eingehen oder leistete wenigstens nicht hinreichend Gewähr für die Richtigkeit der gefundenen Resultate, und so stand ich denn von genaueren Untersuchungen auf diesem Gebiete ab, auf welchem auch für die Phylogenie außer den schon bekannten Thatsachen kein Gewinn zu hoffen schien.

Die Theile des peripherischen Nervensystems, welche ich phylogenetisch zu verwerthen versuche, sind das Ganglion stel-

[1] M. A. Hancock, On the nervous system of Ommastrephes todarus. Ann. & mag. of nat. hist. 2 ser. vol. 10. 1852, Pl. 1 Fig. 1 etc.

latam, die Armnerven- und die Visceralis-Kommissur. Für das erstere ist es von vorn herein wahrscheinlich, dass es nicht ursprünglich dem Mantel angehörte, sondern sammt seinem zugehörigen Nerv, dem N. pallialis, zuerst im Eingeweidesack lag, von wo es seine Äste auf den Mantel heraus schickte, und erst später auf ihn vollständig übertrat. Diese älteste Lage und nach der allerdings sehr rohen Zeichnung Grant's (l. c. Pl. II Fig. 6, vergl. das danach gezeichnete Schema Fig. 7 *A*) auch älteste Form muss sich bei Loligopsis guttata finden. Hier sind die Ganglia stellata nichts weiter, als in den N. pallialis eingelagerte gangliöse Anschwellungen und die Nn. palliales verlaufen noch im Eingeweidesack mitten auf der Schale so nahe an einander, dass sie Grant den »two columns of the spinal marrow of Vertebrata« (l. c. pag. 26) vergleicht.

Die Differenzirung ist jetzt gleichzeitig in zwei verschiedenen Richtungen thätig, erstens nämlich in der beginnenden Wanderung des Nerven und seines Ganglions auf den Mantel, zweitens in der Ablösung des N. pallialis vom Ganglion, welches nur noch durch einen oberen und unteren Stamm, den äußeren Pallialnerven (Fig. 7 *C*, *N. p. e.*) mit der eigentlichen Fortsetzung des N. pallialis, dem inneren Pallialnerven (Fig. 7 *C*, *N. p. i*), mit dem er auf diese Weise ein Dreieck bildet, zusammenhängt. Bei den meisten Ögopsiden (Chiroteuthis, Enoploteuthis, Onychoteuthis, Ommastr. sagitt.) ist diese Spaltung im Entstehen begriffen (Fig. 7 *B*) und noch so geringfügig, dass wenigstens ein distaler Antheil des äußeren Trichternerven noch nicht existirt, das Ganglion vielmehr an seinem distalen Ende noch ohne Vermittlung eines besonderen Nerven mit dem inneren Pallialnerven zusammenhängt. Bei Ommastr. todarus und Sepioteuthis ist die Spaltung schon viel weiter und schon ein kurzer distaler Antheil des äußeren Pallialnerven vorhanden (Fig. 7 *C*) und bei Loligo endlich hat die Spaltung, wie ein Blick auf Fig. 7 *D* lehrt, auf den ganzen distalen Antheil des Pallialnerven übergegriffen.

Bedeutend langsamer geht dagegen die Überwanderung vom Eingeweidesack auf den Mantel vor sich. Bei allen Ögopsiden und selbst noch bei Loligo[1] wird sowohl Ganglion als auch Nerv von der Haut des Eingeweidesackes überzogen, wenn gleich dieselbe sich

[1] Bei Loligo liegt der N. pallialis unter der feinen Muskelschicht, die sich vom Eingeweidesack auf den Mantel erstreckt (vgl. pag. 201).

hart an ihrer äußeren Grenze vom Eingeweidesack auf den Mantel überschlägt. Ganz auf den Mantel übergetreten ist das Ganglion aber erst bei Sepia, wo auch der distale Antheil der Pallialnerven auf dem Mantel weiter verläuft, ferner bei Sepiola und den Octopoden.

Drittens lässt sich aber auch eine Weiterentwicklung in der wachsenden Verkürzung der Entfernung finden, welche der N. pallialis hinter dem Ganglion noch zurückzulegen hat, ehe er sich in das Fleisch des Mantels senkt. Bei den Ögopsiden ist dieses Stück am längsten, bei Loligo und Sepioteuthis ist es schon bedeutend kürzer (etwa bis zur Grenze des unteren Drittels zwischen Ganglion und Kieme) und bei Sepia tritt der Nerv, kurz nachdem die beiden Nn. palliales wieder zu einem gemeinschaftlichen Stamme zusammengetreten sind, sofort in den Mantel ein.

Bei der kurzen und gedrungenen Gestalt des Octopodenkörpers, wo der Abstand der einzelnen Punkte des Mantels von den Ganglia stellata nur wenig differirt, ist es leicht einzusehen, wie mit Heranbildung dieser Körperform, wobei auch wohl der Verlust der Flossen nicht ohne Bedeutung ist, die vom Ganglion distalwärts gelegene Partie des N. pallialis verkümmern und zu einem bedeutungslosen Zweige des Ganglions herabsinken konnte. In der That haben wir nur diese einfache Veränderung vorzunehmen, um aus der Loligopsis-Urform das Ganglion stellatum der Octopoden (Fig. 7 *E*) zu konstruiren, bei welchen allerdings auch, wie schon vorhin bemerkt wurde, Ganglion und Nerv schon ausnahmslos im Mantel liegen. Als eine Stütze dieser Theorie möchte ich anführen, dass Sepiola, welche die Körperform mit den Octopoden theilt, auch ein Ganglion stellat. vom Octopodentypus besitzt, während dasselbe einem Octopoden Cirrhoteuthis merkwürdigerweise fehlt, dessen durch Spaltung des Pallialnerven von dem inneren N. pallialis abgelöstes Ganglion[1] sich ungefähr mit dem von Ommastr. todarus vergleichen lässt[2].

Bekanntlich finden sich nach DELLE CHIAJE's Entdeckung bei Ommastrephes sagittatus (l. c. pag. 107) und nach HANCOCK's bei Ommastrephes todarus (l. c. Pl. I Fig. 1), wie ich aber hinzufügen

[1] REINHARDT og PROSCH, l. c. Tab. V, Fig. 2.

[2] Die Zeichnung des Gangl. stellat. der Spirula von OWEN (l. c. Pl. II, Fig. 2, l) ist augenscheinlich viel zu wenig naturgetreu, um es hier zu berücksichtigen, es scheint indessen auf einer ziemlich primitiven Stufe zu stehen, wie auch bei Sepia die Spaltung in zwei Pallialnerven nur auf eine kurze Strecke erfolgt ist (vgl. CHÉRON, l. c. Pl. IV, Fig. 31).

kann, bei sämmtlichen von mir untersuchten Ögopsiden[1] beide Ganglia stellata durch eine kurze starke Kommissur mit einander verbunden (Fig. 7 *C. c*), welche bei Loligo sich sehr verfeinert hat und zugleich proximalwärts auf den äußeren Pallialnerven übergetreten ist (v. IHERING, l. c. pag. 257[2]). Wenn v. IHERING in dem Verhalten von Ommastrephes eine höhere Differenzirung erblickt, weil er es für »sehr viel unwahrscheinlicher« hält, dass die Kommissur vom Ganglion proximalwärts hinauf gerückt, als dass sie in entgegengesetzter Richtung gewandert ist (l. c. pag. 259), so kann ich nur sagen, dass an und für sich Eins so gut wie das Andere möglich ist, dass aber die Differenzirungsreihe des Ganglion stellatum, wie ich sie soeben vorgeführt habe, für mich gegen v. IHERING und zu Gunsten der ersten Anschauungsweise den Ausschlag giebt. Sepia fehlt diese Kommissur bekanntlich; ob sie bei den Octopoden in der von MANTEY entdeckten[3] Dorsalkommissur von Eledone moschata ihr Homologon findet, ist mir sehr zweifelhaft geworden, da ich eine Anastomose zwischen Zweigen des Ganglions nicht ohne Weiteres einer Kommissur, die direkt zwischen den Ganglia ausgespannt ist, für gleichwerthig erachten kann.

Die Kommissur zwischen den Armnerven ist bei allen untersuchten Dekapoden einfach (Fig. 8 *A*). Eine höhere Differenzirung zeigt Cirrhoteuthis, bei welchem von jeder Seite des Armnerven noch ein Nerv zur Kommissur herunter steigt (Fig. 8 *B*)[4], die höchste be-

---

[1] Nur bei Onychoteuthis konnte ich sie trotz wiederholten Suchens nicht finden. Dieser Umstand lässt vermuthen, dass sie, wenn vorhanden, sehr fein sein muss, kann aber für ihr völliges Fehlen bei der Beschaffenheit meines Materials keineswegs als beweisend gelten.

[2] v. IHERING ist im Irrthum, wenn er die von DELLE CHIAJE gefundene Kommissur Loligo vulgaris zuschreibt. DELLE CHIAJE sagt »Calamaro a saetta«, also Ommastr. sagittatus.

[3] Vgl. FRITSCH in den Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin 1878 pag. 7. Leider reichte meine Geschicklichkeit nicht aus, um an Spiritusmaterial diese Kommissur, eben so wie die von Loligo bestätigen zu können. Dagegen fand sich bei allen Octopoden, so oft ich nach der von PFEFFER beschriebenen Kommissur suchte (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878. pag. 203), die von FRITSCH beschriebene Arterie, welche in der That genau den von PFEFFER für seine Kommissur angegebenen Verlauf besitzt und muss ich mich daher vollkommen den von FRITSCH (l. c. pag. 9) geäußerten Zweifeln anschließen (vgl. übrigens noch pag. 248 Anm. 2).

[4] HANCOCK (l. c. Pl. I Fig. 2, 3) zeichnet die Armnervenkommissuren bei Ommastr. todarus nicht einfach sondern mit bogenförmigen Schenkeln, etwa wie Cirrhoteuthis, ohne indessen im Texte dieses auffallenden Verhaltens

kannte Differenzirungsstufe endlich wird von den übrigen Octopoden erreicht (Fig. 8 *C*)[1], wo die ursprüngliche Kommissur sich als geschlossener Ring vollständig von den Armnerven losgelöst hat, mit denen sie nur noch durch die bogenförmigen Schenkel zusammenhängt (Fig. 8 *C*)[2].

Die Nn. viscerales liegen bei allen Ögopsiden der V. cava dicht an und sind etwa in der Höhe der obersten Nierenanfänge durch eine ventralwärts von der Vene verlaufende kurze Kommissur

---

zu gedenken. Ich habe die betreffende Kommissur stets einfach gefunden, will aber nicht verschweigen, dass mir die HANCOCK'sche Zeichnung zur Zeit meiner Untersuchungen darüber noch nicht zugänglich war.

[1] VAN BENEDEN (Mémoire sur l'Argonauta. Nouv. mém. de l'acad. royal. de Bruxelles vol. XI 1838 pag. 4) zeichnet und beschreibt diese Kommissur für Argonauta fälschlich als einfach, was auch ich in einer früheren Publikation (J. BROCK, Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der dibranchiaten Cephalopoden. Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. zu Erlangen 1879) für das Richtige zu halten geneigt war. Dagegen hat derselbe Autor schon eine Eigenthümlichkeit im Nervensystem von Argonauta aufgefunden und abgebildet (l. c. Pl. VIII, *a*), die seitdem ganz in Vergessenheit gerathen ist. Im Visceralis findet sich nämlich kurz vor dem Kiemenganglion ein zweites spindelförmiges, viel kleineres eingelagert und auch in Fällen, wo der Nerv makroskopisch keine Anschwellung darbot, fand ich mikroskopisch Ganglienzellen eingelagert. Das erwähnte Ganglion giebt lateralwärts einen Ast zur Kieme, medianwärts einen Ast, der den Eileiter herabläuft. Über sein Vorkommen bei den höheren Octopoden kann ich nichts aussagen, da ich auf dasselbe zu spät aufmerksam geworden bin; CHÉRON und VON IHERING kennen es bei Octopus und Eledone nicht.

Endlich hat VAN BENEDEN an demselben Orte noch eine Verdoppelung der Armnerven jenseits der Kommissur beschrieben, welche ich, trotzdem sie auch SIEBOLD und zwar für alle Octopoden bestätigt (Lehrbuch d. vergl. Anatomie d. wirbellos. Thiere. Berlin 1848 pag. 378), sowohl bei der Präparation, als auch an Querschnitten der Arme bis jetzt vergeblich gesucht habe. Wie schon CUVIER (Mém. pag. 24) und MECKEL (l. c. Bd. V pag. 135) wussten, verlaufen in jedem Arm neben einer Arterie zwei Venen, welche drei Gefäße sowohl unter sich, als auch mit dem Nerven durch Bindegewebe fest vereinigt sind. Ich bin daher geneigt anzunehmen, dass diese Gefäße zu einer Täuschung Anlass gegeben haben.

[2] Den anatomischen Verhältnissen entspricht es allerdings besser, wenn man sagt, die Armnerven hängen durch einfache Kommissuren zusammen, die vor jedem Nerven sich schleifenförmig verdoppeln, denn die bogenförmigen Schenkel gehen in rechtem Winkel von dem Armnerven ab und scheinen die eigentlichen Homologa der einfachen Dekapoden-Kommissur zu sein (vgl. auch Fig. 8 *C*). Dem Scharfblick CUVIER's ist dieses Verhältnis nicht entgangen (... en sorte que les huits nerfs sont joints ensemble par une ceinture nerveuse et cette ceinture se dédouble vis-à-vis de chaque nerf et y forme une petite anse. Mém. pag. 36).

verbunden, welche häufig (Enoploteuthis, Chiroteuthis) dieselbe Stärke erreicht, wie die Nerven selbst. Gangliöse Elemente habe ich in ihr bei mikroskopischer Prüfung nicht entdecken können[1], dagegen findet eine vollkommene Faserkreuzung in der Art statt (Ommastr., Onychoteuth.), dass die Hauptfasermasse des einen Nerven durch die Kommissur in den anderen übergeht (Fig. 8 *E*). Nerven habe ich von dieser Kommissur niemals entspringen sehen.

Unter den Myopsiden konnte ich sie nur bei Sepia, wo sie schon lange bekannt ist, wiederfinden. Sie ist hier schon bedeutend feiner und verbindet die Nerven nicht mehr in gerader Linie, sondern macht einen großen nach unten konvexen Bogen, welcher auch Zweige an verschiedene Eingeweide giebt. Im Übrigen kann ich ganz auf Chéron verweisen.

Bei den Octopoden liegen die Viscerales nur in ihrem obersten Theil der Cava dicht an, divergiren aber bald lateralwärts, so dass auch eine gerade Kommissur bei ihnen viel länger, als bei den Dekapoden sein müsste. Dass nun die äußerst feine, von Chéron bei Octopus und Eledone entdeckte Kommissur (l. c. pag. 25, Pl. I. Fig. 2, 21) der der Dekapoden homolog ist, scheint keinem Bedenken zu unterliegen und würde mit dem übrigen Verhalten der Octopoden sehr gut stimmen, dass der schon bei Sepia eingeleitete Schwund dieser Kommissur hier noch weiter gediehen ist. Ich selbst habe sie an beiden von Chéron untersuchten Arten mit Sicherheit nicht finden können, wie auch meine Bemühungen an den viel kleineren Philonexiden ohne Erfolg geblieben sind: die Kommissur ist indessen äußerst fein und nach Chéron schon an frischen Thieren »très-difficile à bien voir«, was meine vergeblichen Bemühungen an Spiritusmaterial erklärlich erscheinen lässt. — Zum Schluss will ich noch bemerken, dass bei den Philonexiden die Nn. viscerales mit den Nn. infundbl. inff. einen kurzen gemeinschaftlichen Stamm besitzen.

Das Exkretionssystem besteht bekanntlich bei allen Cephalopoden aus eigenthümlichen drüsigen Anhängen der Kiemenarterien[2].

[1] Wonach die Hancock'sche Angabe (l. c. pag. 10) zu berichtigen ist. Wo die Kommissur vom Nerven abgeht, ist sie allerdings dreieckig verbreitert (Ommastr., Onychoteuth.), wodurch der Anschein eines Ganglions entsteht; wie man sich indessen unter dem Mikroskop überzeugen kann, ist diese Verbreiterung auf die im Texte beschriebene Faserkreuzung zurückzuführen (vergl. Fig. 8 *E*).

[2] Bestätigt sich die eigenthümliche Form der Venenanhänge bei Loligopsis

welche von geräumigen Bauchfellstaschen umschlossen, ihr Sekret durch Öffnungen in denselben nach außen entleeren. Bei allen untersuchten Dibranchiaten sind es zwei[1] mit Ausnahme der Octopodiden[2] symmetrisch gelegene Öffnungen, deren ursprünglicher Platz im Kiemenwinkel zu sein scheint, von wo sie mehr oder minder weit nach oben und nach innen rücken können; der Harnsack selbst ist bei den Octopoden (was nach dem Verhalten von Nautilus das primäre Verhalten sein dürfte[3]) durch eine sagittale Scheidewand getheilt, bei den Dekapoden fand ich dieselbe, so weit der Erhaltungszustand ein sicheres Urtheil gestattete, verschwunden. Bei den Harnsackmündungen findet nun das interessante Verhältnis statt, dass sie beim Nautilus[4], bei allen Ögopsiden und bei Sepioteuthis unter den Myopsiden von einfachen schlitzförmigen Öffnungen gebildet werden, aus denen bei den höheren Myopsiden und den Octopoden mehr oder minder langgestreckte Papillen sich entwickeln. Bei Enoploteuthis, Onychoteuthis und Ommastrephes sind es zwei nach innen und oben gerückte länglich ovale einfache Schlitze etwas über dem oberen Rand des Tintenbeutels, bei Sepioteuthis sind sie noch weiter hinaufgerückt und werden hier hoch oben seitlich vom unteren Rande der accessorischen Nidamentaldrüsen getroffen.

Die nächste Entwicklungsstufe wird von den Philonexiden erstiegen, bei denen man innen im Kiemenwinkel ganz feine zarthäutige Papillen findet. Da diese Papillen hinter der Vena branchialis versteckt liegen, können sie nicht unmittelbar in den Harnsack münden, sondern setzen sich in einen Kanal mit unbedeutend verdickten Wänden fort, der dorsalwärts von der Kiemenvene nach unten zieht und an ihrem unteren Rande in den Harnsack mündet. Diese innere Mündung wird an ihrem oberen Rande von einer halbkreisförmigen Falte begrenzt, während die dorsale Wand des Kanals zahl-

guttata Grant, l. c. Pl. II, Fig. 8), so würde Loligopsis hierin eine aberrante Form sein.

[1] Der angeblich unpaare in der Mittellinie gelegene »renal outlet« von Spirula (Owen, l. c. pag. 6) ist vorläufig noch ganz unverständlich.

[2] Brock, Über die Geschlechtsorgane der Cephalopoden. Erster Beitrag. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII 1879, pag. 55; W. J. Vigelius, Bijdrage tot de Kennis van het excretorisch Systeem der Cephalopoden. Acad. Proefschrift. Leiden 1879, pag. 107.

[3] Vgl. auch Vigelius, l. c. pag. 149.

[4] Vgl. z. B. Keferstein, Beiträge zur Anatomie des Nautilus pompilius. Nachricht. d. Götting. Gesellsch. d. Wissensch. a. d. Jahre 1865, pag. 366.

reiche feine Längsfalten in die hintere Harnsackwand ausstrahlen lässt.

Die letzte Entwicklungsstufe endlich, Verlängerung der Papillen mit fleischiger Verdickung ihrer Wände wird sowohl von Loligo, Sepiola und Sepia, als auch von den Endgliedern der Octopoden-Reihe, Octopus und Eledone erreicht. Bei Loligo noch sehr klein, erreichen die Papillen ihre relativ und absolut größte Länge wohl bei Sepia, wo sie auch zugleich (wie auch bei Sepiola) sehr weit nach oben und innen gerückt sind.

Diese Durchmusterung der verschiedenen Formen der Harnsacköffnungen führt uns von selbst zu einer vergleichenden Betrachtung des Wassergefäßsystems, so weit eine solche bei unseren unvollständigen anatomischen Kenntnissen zur Zeit überhaupt möglich ist. Lassen wir das zweifelhafte der Dekapoden zunächst außer Acht, so war es bis jetzt bei den Octopoden von Octopus, Eledone (KROHN, Tremoctopus catenulatus (DELLE CHIAJE l. c. pag. 96)[1] und Tremoctopus violaceus (KÖLLIKER, Entwickl. d. Ceph. p. 11) bekannt, wogegen sich bei Argonauta und Tr. Carenae trotz sorgfältigsten Suchens nie eine Spur dieses Apparates auffinden ließ[2]. Von der Richtigkeit der letzteren Beobachtung

---

[1] DELLE CHIAJE hat die Wasserkanäle bei dem genannten Octopoden allerdings gesehen, im Übrigen aber ihr wahres Wesen vollständig verkannt, wie schon allein aus dem Umstand hervorgeht, dass er bei Sepia die Harnsackmündungen für ihre Homologa hält. Die ersten genaueren Beschreibungen, auch der Wasserkanäle des ♂ lieferte KROHN (Über das wasserführende System einiger Cephalopoden, MÜLL. Archiv 1839, pag. 353).

[2] Ich muss an dieser Stelle daran erinnern, dass von LEUCKART (Die Hectocotylie von Octopus Carenae. Zoolog. Untersuchungen. Heft 3. Gießen 1854, pag. 95) bei Tremoctopus Carenae ein rechter Wasserkanal beschrieben worden ist. Ein solcher existirt aber nicht, eben so wenig, wie ein linker, sondern was LEUCKART für den Wasserkanal gehalten hat, ist höchst wahrscheinlich ein zweites Vas deferens. Trem. Carenae zeigt nämlich die sonst von keinem anderen Cephalopoden bekannte Eigenthümlichkeit, dass er zwei Prostaten besitzt, von denen die eine von VOGT (VOGT & VÉRANY, Mémoire sur les Hectocotyles et les mâles de quelques Céphalopodes. Ann. sc. nat. 3. sér. zool. vol. 17. 1852) und LEUCKART (l. c. Taf. II Fig. 22) ganz richtig gezeichnet, blind endigt und sich auch sonst in Gestalt und Bau als Homologon der Octopoden-Prostata zu erkennen giebt. Die andere dagegen, die nur LEUCKART richtig erkannt hat (l. c. Fig. 22 *r*), verschmälert sich zu einem äußerst langen dünnen Gang, der mit einer eigenthümlichen ampullenförmigen Anschwellung in die Hodenkapsel mündet. Beide Prostaten münden ihrerseits in ein drüsiges in den Spermatophorensack sich öffnendes Organ, welches hiernach, eben so wie nach Bau und Form als Vesicula seminalis zu bezeichnen ist und diese Vesicula ist

vorläufig noch abgesehen, lässt sich innerhalb der mit einem unzweifelhaften Wassergefäßsystem versehenen Octopoden eine aufsteigende Differenzirung nachweisen, da dasjenige der beiden Philonexiden deutlich eine niedrigere Organisationsstufe bekundet. Ich finde eine solche besonders darin, dass die Kapsel des Kiemenherzanhanges noch nicht, wie bei den Octopodiden eng ist und stark fleischig verdickte Wände besitzt, sondern eine viel weitere Höhle mit äußerst zarten dünnen Wänden bildet. Im Anschluss daran muss dann auch wohl die zweite Abweichung als niedrigere Organisationsstufe aufgefasst werden, welche darin besteht, dass die Wasserkanäle noch nicht die langen, vielfach gewundenen Eileiter begleiten, sondern über sie hinweg ihren eigenen Weg ziehen und auch in der Lage ihrer Eierstocksmündungen zu der der Eileiter noch keine nähere Beziehungen erkennen lassen.

In einer früheren Arbeit (Geschlechtsorg. d. Ceph. pag. 14) hatte ich auch den Dekapoden ein ähnlich gebautes Wassergefäßsystem, nur etwas primitiver als es die Octopoden besitzen, zugeschrieben. Nun hat aber VIGELIUS überzeugend nachgewiesen (l. c. p. 64), dass ein Wassergefäßsystem im Sinne der Octopoden bei den Dekapoden nicht vorhanden ist, und ich bin bei einer darauf hin unternommenen Nachuntersuchung genöthigt, mich seinen hauptsächlichsten Resultaten anzuschließen. Besonders war es wohl die große Ähnlichkeit der von mir aufgefundenen »Wasserkanalmündungen« und die Kommunikation meiner sogenannten »Wasserkanäle« mit den Bauchfellstaschen des Kiemenherzens und der Geschlechtsdrüse, welche mich die übrigen, jetzt durch VIGELIUS aufgeklärten anatomischen Verhältnisse verkennen ließen, im Übrigen aber ist es leicht sich zu überzeugen, dass die Keimdrüsen bei Sepia (mit Ausnahme des ♂), Loligo und, wie ich hinzufügen kann, auch bei Sepioteuthis und sämmtlichen Ögopsiden keine eigene Kapsel besitzen, sondern mit dem arteriel-

---

am anderen Ende nicht blind geschlossen, wie es LEUCKART gezeichnet hat, sondern steht wie gewöhnlich durch einen weiten dünnhäutigen Gang mit der Hodenkapsel in Verbindung, so dass die letztere eigenthümlicherweise ihr Sperma auf zwei verschiedenen Wegen in den Spermatophorensack abführen kann. Es ist mir nun kaum zweifelhaft, dass dieser nach Analogie mit den übrigen Dibranchiaten als Vas deferens zu bezeichnende Gang, dessen Zusammenhang mit den ausführenden Geschlechtsorganen LEUCKART verkannte, sein Wasserkanal ist; eine nähere Erörterung dieser Frage muss ich mir indessen für einen »zweiten Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Cephalopoden aufsparen, wo man auch eine genauere Beschreibung des Wassergefäßsystems von Trem. violaceus und catenulatus finden wird.

len Herzen, den Kiemenherzen und dem Magen, wie VIGELIUS zuerst richtig erkannt hat, in einer großen Körperhöhle, seiner Visceropericardialhöhle liegen. Diese Höhle mündet nach dem genannten Autor bei Sepia und Loligo (und auch wohl bei Sepiola) durch meine Wasserkanäle in den Harnsack, während ich bei den Ögopsiden an dieser Stelle wenigstens eine Kommunikation stets vermisst habe [1].

VIGELIUS sucht es nun wahrscheinlich zu machen (l. c. p. 152), dass die Visceropericardialhöhle der Dekapoden der Pericardialhöhle des Nautilus homolog ist und ich kann seinen Argumenten nur zustimmen; ist dies aber richtig, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Ögopsiden auch in diesem Punkt zwischen Tetrabranchiaten und Myopsiden in der Mitte stehen und dass ihre Visceropericardialhöhle vielleicht wie die Pericardialhöhle des Nautilus, noch direkt mit der Mantelhöhle in Verbindung steht. Da Herr VIGELIUS seine Untersuchungen demnächst auch auf die Ögopsiden auszudehnen gedenkt, so werden wir über diesen Punkt bald Aufschluss erhalten.

In Betreff des Wassergefäßsystems der Octopoden möchte VIGELIUS l. c. pag. 156), wenn auch nach seinen Untersuchungen an eine komplete Homologie zwischen Octopoden und Dekapoden, die ich früher annehmen zu müssen glaubte, nicht mehr gedacht werden kann, doch wenigstens eine nahe Verwandtschaft zu finden, wie sie etwa einem gemeinschaftlichen Ausgangspunkt bei irgend einer tetrabranchiaten Stammform entsprechen würde. Dadurch aber, dass ich bei den niederen Philonexiden ein Wassergefäßsystem absolut vermisste, wird diese Frage in eine neue Schwierigkeit verwickelt,

[1] Wir haben also — von kleineren Bauchfellstaschen, wie die für die ausführenden Geschlechtsorgane abgesehen — bei den Dekapoden eigentlich nur drei große Körperhöhlen, nämlich 1) der Harnsack mit den Nierenarterien und ihren Anhängen, 2) die Visceropericardialhöhle mit den Kiemenherzen, dem arteriellen Herz, dem Magen und der Geschlechtsdrüse, und 3) die muskulöse (nach unten natürlich nicht muskulös geschlossene) Leberkapsel mit Leber, Ösophagus, Aorta cephalica und unteren Speicheldrüsen. Bei den Octopoden sind die beiden Harnsäcke noch durch eine Scheidewand von einander getrennt, dagegen die in der Visceropericardialhöhle liegenden Eingeweide von besonderen Bauchfellstaschen (poches abdominales, CUVIER, Mém. pag. 16) umgeben, während die muskulöse Leberkapsel zwar ihre Selbständigkeit bewahrt hat, aber durch eine Scheidewand in eine ventrale Hälfte für Leber und Tintenbeutel und eine dorsale für die übrigen in ihr enthaltenen Organe zerfällt (poches thoraciques CUVIER l. c. pag. 15). Es wäre vielleicht nicht ohne Interesse, diese Verhältnisse besonders mit Berücksichtigung des Nautilus einer eingehenderen Prüfung zu unterwerfen.

welche zu ihrer Beseitigung jedenfalls noch weitere Untersuchungen nöthig macht. Vorläufig sind zur Deutung der vorliegenden Thatsachen drei Möglichkeiten gegeben.

1) Das Wassergefäßsystem der Octopoden hat mit der Visceropericardialhöhle der Dekapoden gar nichts zu thun, sondern ist erst innerhalb der Abtheilung und auch da erst relativ spät erworben, da es noch Argonauta und Tremoctopus Carenae vollständig fehlt.

2) Es ist unrichtig, dass das Wassergefäßsystem diesen beiden Formen fehlt, es ist vielmehr nur von mir übersehen, da es vielleicht in einer abweichenden, zugleich aber primitiveren Gestalt auftritt, welche das fehlende Bindeglied zwischen Octopoden und Dekapoden oder Octopoden und Nautilus sein könnte.

3) Das Wassergefäßsystem ist bei Argonauta und Trem. Carenae nur sekundär verloren gegangen und beide Formen in dieser Hinsicht als aberrant zu bezeichnen.

Bei der Wahl zwischen diesen drei Möglichkeiten möchte ich mich sofort gegen die erste entscheiden und zwar aus allen den Gründen, welche schon von Vigelius für eine entferntere Verwandtschaft der betreffenden Bildungen bei Octo- und Dekapoden geltend gemacht worden sind. Zwischen der zweiten und dritten Möglichkeit lässt sich aber ohne weitere Untersuchungen noch keine Entscheidung treffen, denn wenn auch Argonauta und Trem. Carenae in manchen Punkten (Schale der ♀ Argonauta, Nackenmuskulatur, ♂ Geschlechtsorgane von Trem. Carenae) sicher aberrant sind und das ganz abweichende Verhalten gerade des Kiemenherzens (vgl. pag. 250) einen bedeutsamen Fingerzeig für das Wassergefäßsytem zu geben scheint, so muss man doch wieder beachten, wie sehr die sonstige niedrige phylogenetische Stellung beider Formen zu den übrigen Octopoden für die zweite Möglichkeit ins Gewicht fällt.

Im Übrigen hat Vigelius noch als der erste auf einen phylogenetisch sehr interessanten Punkt aufmerksam gemacht (l. c. p. 158). Während nämlich sonst die Octopoden, mögen wir nun eine inkomplete Homologie ihres Wassergefäßsystems mit der Visceropericardialhöhle der Dekapoden annehmen oder nicht, die Dekapoden im Grade der Differenzirung weit überholt haben, haben sie doch einige alte Züge bewahrt, die selbst bei den Dekapoden schon verloren gegangen sind, die Zweizahl der Harnsäcke und die direkte Kommunikation zwischen der Vena cava und dem Eingeweidesack. So spiegelt sich die Octopodenorganisation, welche unter einer allgemein sehr hohen Differenzirungsstufe einzelne uralte Einrichtungen

bewahrt hat, hier schon in einem einzigen Organsystem ab und dieses Miniaturbild ihrer ganzen Entwicklungsstufe, das wir im Wassergefäßsysten vor uns haben, ist für mich kein gering wiegender Beweis, dass die früher gegebene Deutung der Portio suprapharyngealis des Gehirns und die noch zu gebende des Kropfes als alte Erbstücke nicht jeder Begründung entbehren.

Ich wende mich jetzt zum Darmkanal und seinen Anhängen und werde mit der Betrachtung der Radula beginnen. Die Abbildungen dieses Organs, welche wir von Lovén[1] und Troschel[2] besitzen, habe ich durch Abbildungen von denjenigen in meinem Besitz befindlichen Arten ergänzt (Fig. 9), welche jenen Forschern nicht zu Gebote standen, so dass wir jetzt schon über ein bedeutend größeres, wenn auch immer noch durchaus nicht ausgedehntes Material zur Vergleichung gebieten. Da ausführlichere Beschreibungen der einzelnen Formen für unsere Zwecke keinen wesentlichen Nutzen haben würden, verweise ich ganz auf die gegebenen Abbildungen und will nur auf die Schlussfolgerungen aufmerksam machen, zu denen man durch eine vergleichende Betrachtung der Radulae geführt wird.

Hier ist nun erstens kein Zweifel, dass die Radula der Octopoden den komplicirtesten Bau besitzt, denn nur hier finden wir ausnahmslos in den Mittelplatten[3], meist aber auch (mit Ausnahme von Argonauta und Trem. violaceus) in den Zwischenplatten und oft noch auf den inneren Seitenplatten (Trem. Carenae, catenulatus, Octopus, Eledone) Seitenzähne entwickelt. Zweitens schließen sich alle Ögopsiden außer Enoploteuthis, ferner Sepioteuthis und Loligo durch das Vorhandensein von zwei Seitenzähnen auf der Mittelplatte zunächst an die Octopoden an und unter ihnen stehen wiederum die beiden Ommastrephes-Arten und Loligo den Octopoden näher, als die anderen, da sie wenigstens noch den äußeren Seitenzahn der Zwischenplatte besitzen, während der innere nicht mehr zur Ausbildung gelangt. Diesen Formen gegenüber zeigen Onychoteuthis und Sepioteuthis schon eine auf die Zwischenplatte beschränkte Reduktion, welche bei Enoploteuthis und Sepiola noch weiter gegangen ist und auch die Mittelplatte ergriffen hat. Am stärksten davon betroffen zeigt sich aber die Ra-

[1] Lovén, Om tungansbeväpning hos Mollusker. Oefvers af kongl. svensk. Vetensk. Acad. Förhandling. IV Aarg. 1847. Stockholm 1848 p. 175. Tab. II.

[2] Troschel, Über die Mundtheile der Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch. XIX. 1853, pag. 1. Taf. I.

[3] Nach Troschel's Nomenklatur.

dula von Sepia, welche in ihrer Einfachheit von allen anderen Arten mehr, als diese unter sich, abweicht. Sepia ist also auch hier wieder der Endpunkt der Differenzirungsreihe.

Die Radula des Nautilus mit 13 Platten in der Zahnreihe, (Keferstein, Götting. Nachr. pag. 366, Bronn's Klassen und Ordnungen etc. Taf. CXV, Fig. 3, ist sehr eigenthümlich gebaut und lässt eine Vergleichung mit der der Dibranchiaten nicht zu; aber auch unter den letzteren kennt man höchst merkwürdige bis jetzt ganz isolirt stehende Formen, wie die Radula von Eledone, wo die eine Mittelplatte immer das Spiegelbild der folgenden ist oder gar die von Bolitaena Steenstr., einer Eledone nahestehenden Form, wo erst die fünfte Zahnreihe wieder der ersten gleicht[1]. Es machen uns solche Vorkommnisse immer wieder auf die Beschränkung des disponiblen Materials aufmerksam.

Der Ösophagus ist bei allen Dekapoden ein an Stärke sich stets gleichbleibendes einfaches dünnes Rohr, das keine weiteren Besonderheiten zeigt. Die Octopoden sind dagegen bekanntlich durch den Besitz eines Kropfes ausgezeichnet, d. h. einer der Speiseröhre seitlich ansitzenden Erweiterung, welche oben in einem Blindsack endigt. Am besten entwickelt findet man diesen Kropf, der je nach seinem Füllungsgrad sehr verschiedene Größe und Stärke seiner Wände zeigen kann, bei den Philonexiden, wo er eine dicke, im Kaliber sich gleichbleibende Röhre bildet, welche, ohne sich zu verschmälern, nach unten in den Magen übergeht[2]. Der Ösophagus beschränkt sich daher eigentlich auf die kurze Röhre, welche aus dem Kopfknorpel hervortritt und unter dem Blindsack des Kropfes seitlich in ihn einmündet und man kann also jenseits des Kropfblindsackes von einem Ösophagus nicht mehr reden[3]. Diese Höhe der Entwicklung wird aber bei Octopus und Eledone nicht mehr erreicht. Hier verschmälert sich der Kropf[4], nachdem der Ösophagus in ihn

---

[1] Steenstrup in Vid. Meddelels. f. d. naturhist. Foren. i Kjöbenhavn f. Aaret 1858 pag. 183. Eine Abbildung dieses Unicums wird leider nicht gegeben.

[2] Vergl. die recht treue Zeichnung van Beneden's von Argonauta l. c. pl. III, Fig. 3, wo nur der Magen im Verhältnis zur Länge und Stärke des Kropfes viel zu klein ausgefallen ist.

[3] Vgl. auch Owen Cyclop. pag. 535: »In the Argonaut the crop commences by a similar lateral dilatation, but is continues of almost uniform breadth to the stomach«.

[4] Vgl. z. B. Cuvier, Mém. Pl. IV Fig. 1, Wagner, Icon. zootom. Leipzig 1841, Taf. XXIX, Fig. 14 etc.

eingetreten ist, wenn auch allmählich, wieder zu der Weite des Ösophagus, so dass der ganze Kropf auf einen kleinen oben geschlossenen Blindsack, welcher dem Ösophagus anhängt, reducirt scheint.

Ich möchte nun diesem Organe eine gewisse phylogenetische Wichtigkeit beilegen. Da der Kropf bei den Dekapoden vollständig vermisst wird, so liegt es nahe, ihn für einen neuen Erwerb der Octopoden zu halten. Mit dieser Annahme ist aber schwer die soeben gefundene Thatsache zu vereinigen, dass er bei den niederen Formen am besten ausgebildet gefunden wird und bei den höheren einer Reduktion unterliegt, denn gerade bei den Octopoden wird sonst unumstößlich an der Regel festgehalten, dass neue Erwerbungen innerhalb der Gruppe höher ausgebildet werden oder wenigstens sich gleichmäßig weiter vererben. Erinnert man sich dabei noch, dass Nautilus einen gewaltigen, wenn auch im Bau etwas verschiedenen Kropf besitzt[1], so wird es mir wenigstens sehr wahrscheinlich, dass wir im Kropf der Octopoden keine neue Erwerbung, sondern ein altes Erbstück vor uns haben, welches von den Dekapoden längst verloren ist und auch bei den Octopoden zu verschwinden scheint[2]. Zum Schluss sei noch bemerkt, dass Ösophagus und Kropf in der Abtheilung der muskulösen Leberkapsel, welche sie mit Aorta cephalica und den unteren Speicheldrüsen theilen, nicht frei liegen, sondern an ihrer Ventralseite mit der Scheidewand verwachsen sind, welche die besondere Leber-Tintenbeutelkapsel von der ersteren trennt.

Bekanntlich bildet der Darmkanal bei allen Cephalopoden ohne Ausnahme eine nach unten konvexe Schlinge[3], deren dorsaler Schenkel (Ösophagus) dorsalwärts, deren ventraler (Darm und Rektum) ventralwärts vom Diaphragma musculare liegt. An der größten Konvexität liegt immer der in zwei Abtheilungen zerfallende Magen, welcher den Darm nicht eigentlich unterbricht, sondern der

[1] Vgl. Owen, Mem. Pl. IV t. — Der Hauptunterschied liegt darin, dass der birnförmig gestaltete Kropf durch allmähliche Anschwellung aus dem Ösophagus hervorgeht, also ihm nicht seitlich ansitzt, sondern central von ihm durchbohrt wird.

[2] Ist diese Ansicht richtig, so ist das Fehlen des Kropfes bei Cirrhoteuthis (Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 27) auf Reduktion zurückzuführen, welche Erklärungsweise um so weniger Bedenken unterliegt, als Cirrhoteuthis in anderen Organsystemen (Radula, untere Speicheldrüsen, vielleicht auch Tintenbeutel) sicher ganz bedeutende Reduktionen aufzuweisen hat.

[3] Vgl. z. B. das Schema bei Gegenbaur, Grundriss d. vergl. Anat. 2. Aufl. Leipzig 1878, pag. 378.

konvexen Seite der Darmkrümmung gleichsam wie angehängt erscheint[1]. Der eigentliche Magen (stomach oder gizzard der Engländer, gésier CUVIER's, Mém. pag. 28) variirt in der Form weniger. Er ist bei den Octopoden dickwandig, dreieckig, mit nach unten gerichteter Spitze, bei den Dekapoden ein sehr verschieden großer länglich eiförmiger (Ögopsiden, Sepioteuthis, Loligo) oder rundlicher (Sepiola, Sepia) Sack. Interessanter ist der zweite Magen (»Nebenmagen«, »Magenblindsack« der deutschen Autoren. »estomac spiral« CUVIER's, »spiral stomach GRANT's, »pancreatic stomach« OWEN's), daran immer leicht kenntlich, dass er die Gallengänge in sich aufnimmt. Bei Sepia und Sepiola unterscheidet er sich in Gestalt und Größe wenig vom ersten Magen, zieht sich bei Loligo und Sepioteuthis zu einem enorm langen spitzen Blindsack aus, während die Octopoden merkwürdigerweise darin wieder mit den Ögopsiden zusammengehen, dass sie ihn an seinem blinden Ende mehr oder minder stark spiralig eingerollt zeigen[2]. Das zwischen beiden Magenabtheilungen liegende Ganglion splanchnicum erreicht bei den Philonexiden eine ganz kolossale Größe und ist dabei nicht platt, sondern leicht gewölbt und etwas gelblich pigmentirt[3].

Der Darm ist bei fast allen Cephalopoden sehr kurz und macht nur selten mehrere (Trem. violaceus) Windungen. Der After ist bei allen[4] Dibranchiaten mit zwei[5] seitlichen Anhängen versehen, die im Allgemeinen eine eiförmige oder lancettliche Form haben. Immer werden sie von einem (schon OWEN bekannten. Cyclop. pag. 536) Kiel durchzogen, der sich in den Stiel und von diesem auf die seitlichen Rektum-Wände fortsetzt. Bei Ommastrephes und Onychoteu-

---

[1] Worauf bis jetzt nur V. PROSCH ausdrücklich aufmerksam gemacht hat (Nogle nye Cephalopodes beskrevene etc. af VICTOR PROSCH. Kgl. dansk. vidensk. Selsk. Skrift. V. Raekke, naturvid. og math. Afdel. 1 Bind Kjöbenhavn 1847 pag. 17. — Vgl. z. B. auch die Abbildung der Verdauungsorgane von Sepia bei KEFERSTEIN, Klass. u. Ordn. etc. Taf. CXVI, Fig. 2 von Argonauta bei VAN BENEDEN, l. c. Pl. III, Fig. 3 etc.

[2] Was OWEN (Cyclop. pag. 535) fälschlich auch für Sepia angiebt. Aber auch bei Enoploteuthis kann ich keine spiralige Drehung finden.

[3] Vgl. z. B. VAN BENEDEN, l. c. Pl. III, Fig. 1, 2, 3.

[4] Sollten sie bei Spirula vielleicht nur übersehen sein? vergl. OWEN, l. c. pag. 10.

[5] KEFERSTEIN ist im Unrecht; wenn er Sepia (Klass. u. Ordnung. p. 1368) vier Analanhänge zuschreibt; wenn auch Vorder- und Hinterwand des Rektums mit einem stumpfen konischen Zipfel endigen, so ist zwischen diesen und den gestielten scharf abgesetzten seitlichen Anhängen doch ein gewaltiger Unterschied.

this (Fig. 11 *B*) zeichnen sie sich durch ihre asymmetrische Entwicklung aus. Die schaufelförmige Form, die hier zu Grunde liegt, findet sich, wenn auch noch nicht ganz symmetrisch, bei Sepioteuthis (Fig. 11 *C*), von der sich die bei Ommastrephes vorgefundene Form durch überwiegende Entwicklung des einen Seitenlappens leicht ableiten lässt. Bei allen übrigen Dibranchiaten ist die Ausbildung der Analanhänge eine vollkommen symmetrische. Bei den übrigen Myopsiden und den Octopoden sind sie zugleich vorn in eine stumpfe Spitze ausgezogen und bekommen dadurch die Form eines kurz oder kaum (Octopoden Fig. 11 *G*) gestielten ei- (Loligo Fig. 11 *D*, Sepia Fig. 11 *E*) oder lancettförmigen Blattes. Die epheublattartigen Analanhänge von Sepiola stehen, wie ein Blick auf die Abbildung lehrt (Fig. 11 *F*), genau zwischen Loligo und Sepia in der Mitte. Bei den Octopoden sind sie verhältnismäßig am schwächsten entwickelt, am stärksten bei Ommastrephes, Onychoteuthis und Sepioteuthis. Ganz eigenartig sind die Analanhänge von Enoploteuthis und Chiroteuthis (Fig. 11 *A*): eine wenig verbreiterte keilförmige Platte ohne deutlich abgesetzten Stiel, welche am Vorderrande schwach bogenförmig gerundet und so eingebuchtet ist, dass ein größerer Mittellappen und jederseits zwei kleine Seitenlappen sich unterscheiden lassen.

Ein größeres Interesse für unsere Zwecke, als der Darmkanal selbst, nehmen seine Anhangsdrüsen in Anspruch. Von Speicheldrüsen kommen den meisten Cephalopoden bekanntlich zwei Paar zu, ein oberes, der Mundmasse anliegendes, und ein unteres zwischen Kopfknorpel und Leber. Bei Nautilus findet man nur sehr schwach entwickelte obere Speicheldrüsen und zwar eigentlich keine Drüsenkörper, sondern nur Ausstülpungen der Mundhöhle zu beiden Seiten der Zunge (Owen, Mem. pag. 23), welche Entwicklungsstufe bei den Dibranchiaten nur in der Ontogenie durchlaufen wird (Grenacher, l. c. pag. 450). Mit Nautilus würden vergleichend anatomisch auch die tiefe Lage und Kleinheit der oberen Speicheldrüsen bei den Ögopsiden stimmen, aber die übrigen anatomischen Unterschiede sind doch zu groß, um mit Sicherheit einen Anschluss finden zu können. Ich möchte das primäre Verhalten unter den Dibranchiaten am ersten noch Ommastrephes zusprechen. Hier liegen die oberen Speicheldrüsen, wie bei allen Dekapoden[1], mit den Buccalganglien unter der äußeren Muskelschicht der Mundmasse verborgen und sind als ziemlich kleine, ganz platte ungefähr dreieckige

[1] Vgl. auch Owen, Cyclop. pag. 532.

Körper leicht in dem Winkel zu finden, welchen die Kommissur zwischen beiden Buccalganglien mit dem Gangl. suprapharyngeum macht. An ihrer unteren inneren Ecke verschmälern sie sich allmählich in einen dünnhäutigen ziemlich starken Ausführungsgang, der unter dem Ganglion zu beiden Seiten des Ösophagus nach innen in die Tiefe dringt. Gegen diesen Befund erscheinen die oberen Speicheldrüsen der Onychoteuthiden stark reducirt, aber es ist nicht unmöglich — zur Entscheidung ist die Frage noch nicht reif —, dass wir hier das primäre Verhalten vor uns haben. Bei Onychoteuthis sind sie schon sehr winzig (bei einem circa 20 cm langen Thiere nur 2 mm lang), dabei länglich flaschenförmig und der dorsalen Mittellinie noch mehr genähert, am kleinsten aber sind sie bei Enoploteuthis, wo Form und Lage dieselbe ist. Sepioteuthis und Loligo haben sehr wohl entwickelte obere Speicheldrüsen, während sie bei Sepia und Sepiola ganz verloren gegangen sind[1]. Bei allen Octopoden endlich erfreuen sie sich ausnahmslos einer viel stärkeren Entwicklung und sind unter der bedeckenden Muskelschicht hervor an die Oberfläche gewandert, wo sie als große flache Drüsenmassen die ganzen Seitenflächen der Mundmasse einnehmen.

Auch die unteren Speicheldrüsen gelangen bei den Ögopsiden nur zu geringer Entwicklung und sind immer ventralwärts vom Ösophagus zu einer quergestreckten halbmondförmig gekrümmten Drüsenmasse verschmolzen, von deren nach oben gerichteten Konvexität der einfache Ausführungsgang abgeht. Bei Enoplo- und Onychoteuthis wird diese einfache Drüse, eben so wie jede der doppelten von Spirula (Owen, l. c. pag. 10) beiderseits durch den N. pallialis tief gefurcht.

Bei den Myopsiden bleiben die unteren Speicheldrüsen ebenfalls noch klein, sind aber stets von einander getrennt und haben im Ganzen auch schon die dreieckige Gestalt mit nach unten gerichteter Spitze, wie bei den Octopoden, bei welchen sie eine beträchtliche Größe erreichen. Gewöhnlich findet man sie zu beiden Seiten des Ösophagus, nur bei Trem. Carenae traf ich beide auf einer Seite

[1] Wenigstens kann ich eben so wenig wie Meckel (l. c. Bd. IV. pag. 197) die von Cuvier & Duvernoy (leç. d'anat comp. 2. éd. V. 1837, pag. 37) für Sepia angegebenen sehr kleinen Speicheldrüsen finden. In den anatomischen Beschreibungen von Owenia, Cranchia, Loligopsis und Rossia werden obere Speicheldrüsen nicht erwähnt, Spirula dagegen hat wohlentwickelte (Owen, pag. 10), welche »applied one on each side of the basal or faucial folds of the tongue«, also wohl an derselben Stelle, wie bei den übrigen Dekapoden liegen.

und zwar dorsalwärts vom Blindsack, rechts von der Mittellinie, und zwar die linke unter der rechten liegend. Cirrhoteuthis sollen sie fehlen (Reinhardt og Prosch l. c. p. 27), eben so Loligopsis (nach Owen, Cyclop. pag. 533), doch finde ich bei Grant keine Angabe darüber.

Die einfachste Form der Leber, wie wir sie bei den meisten Ögopsiden finden, ist die eines länglich-spindelförmigen, ungelappten Körpers. Von hier bis zu der vollkommen in zwei Lappen zerfallenen Leber von Sepia ist ein weiter Sprung, der zwar durch Übergangsstufen ausgefüllt wird, aber doch nicht so, dass wir mit Sicherheit erkennen könnten, in welcher Richtung die Differenzirung fortgeschritten ist. Ich möchte auch hier der einfacheren Bildung den Vorzug geben und in der ungetheilten Leber der Ögopsiden und Octopoden das ursprüngliche Verhalten erblicken, was zugleich auch mit der Differenzirungsrichtung der meisten anderen Organe am besten stimmen würde. Auch vermag ich in der Entwicklungsgeschichte, nach welcher nicht nur die zweilappige Leber von Sepia (Kölliker, l. c pag. 95), sondern auch die ungetheilte von Loligo (Bobretzky, l. c. Fig. 36, 48) und Argonauta (ibid. Fig. 42) aus einer doppelten Anlage hervorgeht, kein unübersteigliches Hindernis für die Annahme dieser Vermuthung zu erblicken, da wir Beispiele genug besitzen, dass nur in der Einzahl vorhandene Organe, selbst wenn sie im erwachsenen Zustande unsymmetrisch gebaut sind, aus einer doppelten Anlage hervorgehen (Leber, Herz der Wirbelthiere). Nautilus kann leider nicht zur Vergleichung herangezogen werden, da zwischen seiner sehr primitiv gebauten Leber und der der Dibranchiaten eine bis jetzt noch nicht zu überbrückende Kluft besteht; die Annäherung, welche die Leber von Loligopsis guttata zu bieten scheint (Grant, l. c. pag. 25) ist erstens nur eine scheinbare und zweitens ist die Richtigkeit der Grant'schen Beobachtung nicht über allen Zweifel erhaben, wie beides schon Owen richtig bemerkt hat (Cyclop. pag. 537).

Die vorhin schon angekündigten Übergangsstufen finden sich bei Loligo, Sepioteuthis und Enoploteuthis. Bei diesen Formen nehmen nämlich Ösophagus und Aorta, um in die muskulöse Leberkapsel zu gelangen, ihren Weg nicht mehr um die untere Spitze der Leber herum, sondern durchbohren dieselben einfach. Bei Loligo und Sepioteuthis liegen sie wirklich in einem allseitig von Lebersubstanz umschlossenen Kanal, bei Enoploteuthis dagegen haben sie nur zwei lange Zipfel in die untere Leberhälfte eingeschnitten und zeigen uns

wie ich meine, deutlich genug, wie wir uns das Zustandekommen der Theilung in zwei Lappen zu denken haben, denn ich möchte zur Stütze dieser Auffassung noch hinzufügen, dass Ösophagus und Aorta bei Sepia nicht dorsalwärts von der Leber, wie bei allen übrigen Cephalopoden, sondern ihrer ganzen Länge nach zwischen beiden Leberlappen verlaufen.

Bei Enoploteuthis und Sepia schneiden außerdem noch die Nn. palliales tiefe Furchen in die Leber, bei Loligo wird auch ihr oberer Theil nicht nur von den Nn. palliales, sondern auch von dem gemeinschaftlichen Stamm der Viscerales durchbohrt. Die Leber von Spirula besteht aus zwei symmetrischen Lappen (Owen, l. c. pag. 10), welche aber, wie es scheint, in der Mittellinie zusammenhängen, die von Sepiola ist ein rundliches kompaktes, dem der Octopoden-Leber sehr ähnliches Organ, während die der nächstverwandten Rossia unten in zwei stumpfe Zipfel ausgezogen ist (Owen, Appendix Pl. C, Fig. 1).

Bei den Octopoden gelangt die Leber zu ihrer mächtigsten Entwicklung. Bei den Philonexiden ist sie etwas breiter, als lang ventralwärts abgeflacht, dorsalwärts gewölbt und an der Unterseite mit einem ganz seichten herzförmigen Einschnitt versehen, welcher sich auf die Leber selbst in einer leichten Depression für den Magen und einer sehr flachen Furche für den Kropf fortsetzt. Dies ist aber Alles, was ich wahrzunehmen vermag, und es ist daher zum mindesten eine starke Übertreibung, wenn Owen (Cyclop. pag. 537) von zwei »Lappen« der Leber bei Argonauta spricht. Bei Octopus und Eledone sind auch diese Eindrücke verschwunden und die Leber ist eine fast kugelrunde, nur an ihrer Ventralfläche abgeplattete Masse.

Gallengänge finden sich bei allen Dibranchiaten zwei, welche symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie meist nahe dem unteren Ende entspringen. Bei den Dekapoden erreichen sie meist eine beträchtliche Länge und sind ihrer ganzen Länge nach mit den sogenannten Pankreasanhängen besetzt, nur bei Sepioteuthis bleibt das oberste und unterste, bei Ommastr. todarus das obere Stück frei. Loligo weicht darin von allen bekannten Dekapoden ab, dass die sehr weiten, fast sackförmigen Gallengänge sehr hoch oben, etwas unter der oberen Grenze der unteren Leberhälfte entspringen und keine Pankreasanhänge tragen; man bemerkt beim Aufschneiden aber schon mit bloßem Auge, dass die innere Oberfläche drüsig entwickelt ist.

Bei den Octopoden sind die Gallengänge sehr kurz und dick, ebenfalls symmetrisch nahe der Mittellinie entspringend. Sie tragen bekanntlich niemals Pankreasanhänge und diese Eigenthümlichkeit mag mit einer anderen zusammenhängen, die bisher vollkommen übersehen zu sein scheint (doch vgl. Anm. [1] u. [2] unten). Bei den Philonexiden sind nämlich die Gallengänge da, wo sie aus der Leber treten, von einer schmalen weißen, länglich ovalen Zone umgeben, welche sich an der Unterfläche der Leber bis zu ihren äußeren Ecken erstreckt, noch etwas auf ihre dorsale Fläche übergreift und auf der ventralen an den unteren Rand des Tintenbeutels grenzt. Diese Drüsenterritorien setzen sich durch ihre Farbe scharf gegen die chokoladenbraune Lebermasse ab, doch ist es nicht möglich, sie durch Präparation isolirt zu erhalten. Auch bei Octopus und Eledone ist diese Drüsenmasse vorhanden und bildet hier eine nahezu kreisrunde Zone an der unteren Spitze; da sie aber hellgelb gefärbt ist, grenzt sie sich weniger deutlich von der orangegelben Leber ab und konnte hier leichter der Aufmerksamkeit entgehen [1]. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass dieser Theil der Leber auch ein anderes Sekret liefern wird, als die Leber selbst und vielleicht für die fehlenden Pankreasanhänge physiologisch als Ersatz eintreten kann [2].

Da die Anlage des Tintenbeutels bekanntlich von der Analeinstülpung ausgeht, indem diese eine gleich große zweite aus sich heraus entwickelt (Ussow, l. c. pag. 360, Bobretzky, l. c. Taf. VI, Fig. 55, 56, 57 etc.), so ist er ontogenetisch wenigstens als ein Theil des Enddarmes zu betrachten. Wir werden daher, wenn uns der Tintenbeutel bei einigen Formen als ein verschwindend kleiner [3] Anhang des Afters entgegentritt, also gleichsam

---

[1] Nur Blainville scheint sie bemerkt zu haben, wenn er sagt (Dictionnaire des scienc. naturell. Paris et Strasbourg 1816—1830, Tom. XLIII, p. 175): »à l'endroit ou pénètre l'artère hepatique, il y a à la surface du foie un petit espace ovale, ou il a une couleur plus blanche que le reste«, denn auch die Leberarterien treten am unteren Ende nahe den Gallengängen in die Leber ein (vgl. Cuvier, Mém. Pl. IV, Fig. 1, 26) und es ist leicht möglich, dass auch sie diese Drüsenmasse durchbohren. Leider habe ich bei der Untersuchung auf diesen Punkt nicht geachtet.

[2] Ob H. Müller diese Drüsenmasse im Sinne hatte, wenn er behauptet (Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV 1853 pag. 343), dass die Pankreasanhänge bei den Octopoden »im Innern der Lebersubstanz verborgen« liegen, vermag ich beim Mangel jeder näheren Beschreibung und Abbildung nicht zu entscheiden.

[3] Schon an einem früheren Orte (Brock, Verwandtschaftsverhältnisse der

sein Lebelang über eine embryonale Entwicklungsstufe nicht herauskommt, dieses Verhältnis für das einfachste und älteste halten müssen. Die Formen, welche uns diesen Typus des Tintenbeutels zeigen, sind Spirula, deren Tintenbeutel nach Owen (l. c. pag. 10) kaum 2 mm lang ist, sodann Enoploteuthis und besonders Sepioteuthis, wo der Tintenbeutel — wenigstens bei meinen Exemplaren — im Verhältnis zur Größe des Thieres wohl am allerkleinsten angetroffen wurde.

Von diesem embryonalen Verhalten ausgehend, können wir nun zwei sehr deutlich markirte Differenzirungsreihen verfolgen, von denen die eine durch die Dekapoden zu Sepia, die andere durch die Octopoden zu Octopus und Eledone aufsteigt. Zunächst nämlich ist die Veränderung, die der Tintenbeutel bei den Dekapoden erfährt, rein auf eine Vergrößerung, sei es nach der Länge, sei es nach der Breite beschränkt, ohne dass seine Lagerung hinter dem Rectum dadurch zunächst irgend wie alterirt würde. Bedeutend länger ist er schon bei Ommastrephes, Onychoteuthis und Loligo, bei denen auch zum ersten Male ein deutlicher, wenn auch keineswegs scharf abgesetzter Ausführungsgang angetroffen wird. Bei Chiroteuthis Véranyi dagegen[1] ist er an der Basis sehr verbreitert und gleicht einem gleichschenkligen Dreieck mit gegen den After gerichteter Spitze, bei Sepiola ist er dreilappig geworden und schickt von der Mitte des oberen Randes des Mittellappens einen feinen kurzen, ganz scharf abgesetzten Ausführungsgang zum After[2].

Ceph. etc. pag. 12 Anm. 2) musste ich darauf hinweisen, dass bei der Beurtheilung der Größe des Tintenbeutels an Spiritusexemplaren, seines verschiedenen Füllungsgrades wegen, Vorsicht geboten ist, aber ich habe doch jetzt erst, nachdem mir eine größere Anzahl von Individuen einer Species durch die Hände gegangen ist, einen richtigen Begriff davon bekommen, in wie weiten Grenzen Größe und Gestalt bei ein und derselben Species wechseln können. Habe ich doch selbst an dem stets dreilappigen Tintenbeutel von Sepiola durch stärkere Füllung alle drei Lappen verstrichen gefunden, und wenn es richtig ist, was Peters (Zur Anatomie der Sepiola Müll. Archiv. 1841 pag. 330) angiebt, so scheint hier sogar eine Art periodischer In- und Evolution stattzufinden.

[1] Loligopsis guttata hat einen großen (»large«) Tintenbeutel (Grant, l. c. p. 25). Dadurch wird die Richtigkeit der Rathke'schen, schon von Reinhardt u. Prosch (l. c. pag. 29) bezweifelten Angabe, wonach L. Eschscholtzii und L. dubia keinen Tintenbeutel besitzen sollen, noch mehr in Frage gestellt.

[2] Vgl. auch Grant: On the anatomy of Sepiola vulgaris. Transact. zool. soc. Lond. vol. I. 1833 pag. 82.

Das höchste Differenzirungsstadium des Tintenbeutels innerhalb der Dekapoden besteht darin, dass derselbe ganz auf den Grund des Eingeweidesackes rückt, wo er dann ventralwärts von den Keimdrüsen zu liegen kommt und durch einen langen, scharf abgesetzten Ausführungsgang mit dem After verbunden ist. Diese Stufe, auf welcher der Tintenbeutel (vielleicht mit Ausnahme von Sepiola) auch seine relativ bedeutendste Größe erreicht, wird von allen lebenden Dekapoden, so weit bekannt, nur noch von Sepia erreicht. Es ist daher sehr auffallend, dass bei allen fossilen Dibranchiaten, in deren Resten uns auch Abdrücke des Tintenbeutels erhalten sind, dieselben so lange Ausführungsgänge, wie unter den lebenden nur noch Sepia, zeigen und dass bei den Belemniten, wo der Tintenbeutel in der vordersten Kammer des Phragmoconus liegt, auch die Lage mit Sepia übereinstimmt.

Die Differenzirungsreihe der Octopoden wird dadurch von Anfang an sehr scharf charakterisirt, dass der Tintenbeutel dorsalwärts hinter das Diaphragma musculare tritt und nähere Lagebeziehungen zur Leber eingeht. Aber auch Argonauta[1] und Tremoctopus Carenae besitzen schon einen deutlich abgesetzten, wenn auch sehr kurzen Ausführungsgang und die ganze Differenzirungsreihe innerhalb der Octopoden beschränkt sich eigentlich darauf, dass der bei Argonauta und Trem. Carenae noch kleine Tintenbeutel sich allmählich vergrößert und damit auch einen längeren Ausführungsgang bekommt. Verhältnismäßig am größten und auch am tiefsten gelegen mag er bei Trem. violaceus sein. Das Fehlen des Tintenbeutels bei Cirrhoteuthis (Reinhardt og Prosch l. c. pag. 29) und Octopus arcticus (Prosch, Nogle nye etc. pag. 7) ist, wenn richtig, wohl nur als Rückbildung aufzufassen; denn wenn auch diese merkwürdigen Geschöpfe in manchen Beziehungen die Octopodenstammform wiederzuspiegeln scheinen, so ist es doch im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass ein für die ganze Abtheilung der Dibranchiaten so charakteristisches Organ, wie der Tintenbeutel, welches ähnlich sich im ganzen Thierreich nicht wiederfindet, zwei Mal, von den Dekapoden und den höheren Octopoden, unabhängig von einander erworben sein sollte. Ich vermuthe eher, dass der Tintenbeutel in beiden Fällen sehr klein, dazu noch zufällig entleert und stark kon-

[1] Die hintere Wand des Rectums ist bei Argonauta in einen stumpfen konischen Zipfel ausgezogen, der mit seiner Rückseite an das Diaphragma geheftet ist. In der Mitte dieses Zipfels erscheint die Mündung des Tintenbeutels als feine kreisrunde Öffnung mit gewulsteten Rändern.

trahirt war, was sein Übersehen selbst von Seiten so genauer Beobachter erklärlich erscheinen ließe.

Im Cirkulationssystem treffen wir einige Verhältnisse, welche phylogenetisch wohl einige Beachtung verdienen. Um zunächst mit dem arteriellen Herzen zu beginnen, so kann ich von dem der Ögopsiden außer einer kurzen aber treffenden Schilderung bei Milne Edwards[1] in der mir zugänglichen Litteratur keine näheren Angaben darüber auffinden, trotzdem es in hohem Grade von dem der anderen Gruppen abweicht. Auch seine Lage ist schon eigenthümlich (Fig. 12 *A*): es ist nämlich zur Längsachse des Körpers so orientirt, dass die Aorta cephalica und die Aorta posterior in seiner Längsachse liegen und die beiden Kiemenvenen in nahezu rechtem Winkel einmünden (Fig. 12 *A. vb.*). Seine Gestalt ist einfach spindelförmig; aber ich will mich bei ihr nicht weiter aufhalten und lieber gleich zu dem interessanteren Theil meiner Aufgabe, den Gefäßursprüngen übergehen. Man hat nun bisher meistens eine Ao. anterior und posterior unterschieden, es scheint mir aber aus vergleichend anatomischen Gründen angemessener, drei zu unterscheiden, die Ao. cephalica, anterior und posterior, obgleich nur bei den Myopsiden alle drei direkt aus dem Herzen entspringen. Bei den Ögopsiden setzt sich nun die obere Spitze des Herzens in die große Aorta cephalica fort (Fig. 12 *A. A. c.*), welche gleich nach hinten rechts und oben in die muskulöse Leberkapsel übertritt. Eben so giebt das Herz am unteren Ende eine Ao. posterior ab (Fig. 12 *A. A. p.*), welche unter dem Harnsack hindurch nach vorn läuft, die freie Oberfläche des Eingeweidesackes gewinnt, in der Mittellinie (beim ♀ zwischen den Nidamentaldrüsen) gerade abwärts zieht, mehrere starke Zweige abgiebt, die in dem schon erwähnten membranösen Septum (pag. 206) direkt zur gegenüber liegenden inneren Mantelfläche treten und sich endlich in zwei Äste theilt, die gabelförmig divergirend sich in das Fleisch des Mantels senken und wohl hauptsächlich die Flossen versorgen. Wo diese Äste in den Mantel eindringen, besitzen sie kleine runde muskulöse herzartige Verdickungen ihrer Wände, die schon H. Müller bekannt waren (l. c. pag. 342); es finden sich übrigens diese »peripherischen Herzen« bei Enoploteuthis und Onychoteuthis auch an den Zweigen der Ao. cephalica,

[1] H. Milne Edwards, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux Tom. III. Paris 1858 pag. 165 Anm. 1.

welche den Osophagus begleiten, vor ihrem Eintritt in den Kopfknorpel.

Unmittelbar nach ihrem Austritt aus dem Herzen giebt die Aorta posterior eine ziemlich feine Arterie ab: die Ao. anterior Fig. 12 *A. A. a.*, welche über die Ventralseite des Herzens weg gerade nach oben zieht und wahrscheinlich Rectum, Tintenbeutel etc. versorgt. Kurz nachdem sie das Herz passirt hat, entlässt sie einen für unsere Betrachtungen wichtigen Ast, die A. genitalis Fig. 12 *A. A. g.*, welche in einem Bogen dorsalwärts von der linken Kiemenvene zurückläuft und in der Furche zwischen beiden Magenabtheilungen zur Geschlechtsdrüse herabsteigt.

Im Gegensatz zu diesem Verhalten sind die Myopsiden Fig. 12 *B* die einzige Abtheilung, bei welchen alle hier eben genannten Arterien direkt aus dem Herzen entspringen. In Betreff der Lage lehrt ein Vergleich mit dem Herzen der Ogopsiden, dass Lage und Form der oberen Herzhälfte unverändert beibehalten worden ist, während die untere eine Verkürzung in der Längsachse und Verlängerung in der Querachse erlitten hat. Es ist daher das Herz von Sepia, Sepiola und Loligo unter rechtem Winkel gebogen[1], aber seine Längsachse fällt nicht mehr mit der des Körpers, sondern mit der der Vv. branchiales zusammen und bildet also mit der des Körpers einen rechten Winkel. Es giebt hier, wie schon gesagt, nicht weniger als vier Arterien den Ursprung, nämlich drei Aorten und der A. genitalis. Der Verlauf der Ao. cephalica Fig. 12 *B. A. c.* ist wohl derselbe, wie bei den Ogopsiden und die Ao. posterior Fig. 12 *B. A. p.* unterscheidet sich auch nur dadurch, dass sie keine Äste zur gegenüber liegenden Mantelwand giebt, sondern sich nach kurzem Verlauf in die beiden Manteläste gabelt[2]. Die Ao. anterior Fig. 12 *B. A. a.*: ein sehr feines Gefäß, das bis jetzt, wie es scheint, ganz übersehen worden ist, hat hier ihren Ursprung auf das Herz selbst und zwar auf seine obere Fläche verlegt und

[1] Milne Edwards vergleicht das Herz von Sepia mit einem Dudelsack l. c. pag. 165 Anm. 1).

[2] Kurz nach ihrem Austritt aus dem Herzen giebt die Ao. cephalica unter rechtem Winkel zwei Gefäßstämme ab, welche quer über den Rücken weg zum Mantel laufen, ihn im Kiemenwinkel erreichen, dort nach oben umbiegen und unter dem Gangl. stellatum in das Fleisch des Mantels eindringen. Diese auch den Octopoden nicht fehlenden Gefäße, welche schon mehrfach gesehen und beschrieben worden sind (Cuvier, Mém. Pl. IV, Fig. 1. 21. leç. d'anat. comp. 2. éd. VI p. 363, Milne Edwards, l. c. p. 165) entsprechen in ihrem Verlauf ziemlich genau der von Pfeffer zwischen den Ganglia stellata beschriebenen Kommissur.

dicht neben ihm entspringt auch vom Herzen selbst die A. genitalis (Fig. 12 *B A. g.*), welche noch wie bei den Ogopsiden dorsalwärts vom Herzen zur Keimdrüse herabsteigt.

Bei den Octopoden endlich ist auch die obere Herzhälfte in ihrer Längsachse verkürzt, so dass jetzt die Längsachse des Herzens, die starke Biegung seiner rechten Hälfte nach hinten abgerechnet, mit der Querachse des Körpers zusammenfällt. Die Ao. cephalica (Fig. 12 *C. A. c.*)[1] und die bedeutend stärker als bei den Dekapoden entwickelte Ao. anterior (Fig. 12 *C. A. a.*) zeigen in ihrem Verlauf keine Abweichungen gegen die Myopsiden, dagegen fehlt die Ao. posterior, während sich an ihrer Stelle eine starke A. genitalis (Fig. 12 *C. A. g.*) findet. Ich behaupte nun, dass nicht die Ao. posterior, sondern umgekehrt die A. genitalis der Dekapoden bei den Octopoden verloren gegangen ist, und zwar desshalb, weil es erstens viel wahrscheinlicher ist, dass ein so schwaches Gefäß, wie die A. genitalis der Dekapoden, als dass ein so starkes, wie ihre Ao. posterior verloren gehen sollte, weil zweitens die A. genitalis der Octopoden in ihrer Lage der Ao. posterior der Dekapoden genau entspricht und drittens, weil sie nicht mehr den charakteristischen Verlauf zwischen beiden Magenabtheilungen zeigt, der die A. genitalis der Dekapoden charakterisirt. Im Übrigen ist es ja klar, dass das Herz der Myopsiden eine Weiterentwicklung des der Ögopsiden ist, dass wir in dieser Gruppe also wieder die Ausgangsform vor uns haben: das Herz der Octopoden aber ist ohne Zweifel das am höchsten differenzirte und schließt sich an das der Myopsiden an, während es ein etwas weiter Sprung wäre, es direkt aus dem Ögopsiden-Herz abzuleiten[1].

Das Herz des Nautilus lässt keine sichere Vergleichung mit irgend einer Dibranchiatenform zu. Vielleicht könnte Spirula eine Brücke bilden, aber die Owen'sche Beschreibung ist dafür leider zu unvollständig, besonders da sie nichts über den Ursprung der A. si-

[1] Wollte man dies dennoch thun — und es ist ja nicht zu leugnen, dass eine solche Ableitung dem wahren phylogenetischen Verhältnis besser entspräche — so müsste man mit Milne Edwards (l. c. pag. 165 Anm. 1) ein »mouvement de torsion« annehmen, durch welche das Herz der Ögopsiden »s'est placé obliquement en travers«, aber auch bei dieser Annahme ist es viel natürlicher die Ao. posterior der Ögopsiden mit der A. genitalis der Octopoden Aorte accessoire Milne Edwards, zu homologisiren, als mit ihrer Ao. anterior Aorte postérieure Milne Edw.. Folgende kleine Tabelle wird die Homologie der verschiedenen aus dem Herzen entspringenden Gefäße bei den drei dibranchiaten

phonalis sagt, deren Verhalten bei einer Zurückführung der Hauptgefäßstämme der Dibranchiaten auf die des Nautilus einen wichtigen Fingerzeig geben müsste.

Die Venenherzen variiren nicht sehr in Größe und fehlen keinem Dibranchiaten. Bei Argonauta und Trem. Carenae (wie von letzterem schon Vogt richtig abbildet, l. c. Pl. VII, Fig. 12 *G*) liegen die Venenherzen in keiner Bindegewebskapsel, sondern springen frei in die Kiemenhöhle vor. Der Kiemenherzanhang[1] (fleshy appendage der Engländer) liegt in diesem Falle ganz seitlich und etwas dorsal vom Kiemenherzen und ragt, wie ich mich wenigstens überzeugt zu haben glaube, frei in das Lumen des Harnsacks hinein, dessen Wand hier mit der Haut des Eingeweidesackes verschmolzen ist. Die Kiemenherzanhänge sind in diesem Falle daher — wie bei den Octopoden überhaupt — nur nach Eröffnung der Harnsäcke zu sehen, und gestützt darauf möchte ich mir erlauben, die Litteraturangaben über Fehlen derselben[2] vorläufig noch zu bezweifeln, da in den meisten Fällen gewiss nicht besonders nach ihnen gesucht worden ist. Bei Trem. violaceus und catenulatus ist das typische Octopodenverhältnis schon hergestellt, Kiemenherz und Kiemenherzanhang liegen in besonderen Taschen und der einzige Unterschied gegen Octopus und Eledone liegt, wie schon erwähnt (pag. 233) darin, dass die Kiemenherzanhangskapsel bei den erwähnten Philonexiden noch weit und zarthäutig, bei den Octopodiden eng und dickwandig ist. Bei allen Dekapoden sitzt der Kiemenherzanhang am unteren Ende des Kiemenherzens und theilt mit ihm eine gemeinschaftliche Kapsel.

Hauptgruppen noch übersichtlicher zum Ausdruck bringen, wobei die Milne Edwards'schen Bezeichnungen in Klammern beigefügt sind.

	Ögopsiden.	Myopsiden.	Octopoden.
Aorta cephalica. Aorte antérieure].	Selbständig entspringend.	Eben so.	Eben so.
Aorta anterior.	Zweig d. Ao. post.	Selbständig.	Eben so. [Aorte postérieure].
Aorta posterior.	Selbständig.	Eben so. [Aorte postérieure].	Eben so als A. genit. [Aorte accessoire].
A. genitalis.	Zweig d. Ao. ant.	Selbständig.	Fehlt.

[1] Welcher von Cuvier unbegreiflicherweise noch 1839 geleugnet wird (leç. d'anat comp. 2. éd. VI pag. 363 Anm.)

[2] Cranchia scabra (Owen, new and rare Ceph. pag. 108), Octop. semipalmatus (ibid. pag. 112), Loligopsis cyclura (Grant, l. c. pag. 25).

Den Kiemen ist von verschiedenen Autoren große Aufmerksamkeit geschenkt worden und wir besitzen über Zahl, Anordnung und Form der Kiemenblättchen meist recht genaue Angaben, ohne dass diese sich für unsere Zwecke weiter verwerthbar zeigten. Die sogenannte Milz (Cuvier's »ruban charnu«) findet sich bei allen Octopoden, ohne in der Ausbildung bei den verschiedenen Arten sehr zu variiren; nur von Cirrhoteuthis wird eine ungewöhnliche Kleinheit der Milz gemeldet (Reinhardt og Prosch l. c. pag. 23). Trug ich daher in Hinblick auf diese Thatsache kein Bedenken, dieses Organ für ein innerhalb der Octopoden erworbenes zu halten, so war meine Überraschung um so größer, eine wohlentwickelte Milz bei Enoploteuthis Owenii und bei Chiroteuthis Véranyi, aber bei keinem anderen Dekapoden wiederzufinden. Ob diese Thatsache einer phylogenetischen Verwerthung fähig ist, wird später zu erörtern sein.

Bei den männlichen Geschlechtsorganen brauchen wir nicht lange zu verweilen, da sie für phylogenetische Betrachtungen das unergiebigste Feld unter allen Organsystemen bilden. Die von mir untersuchten Ögopsiden (Onychoteuth., Enoploteuth., Ommastr. sagitt.) wiederholen ganz treu den Typus von Loligo, von dem Sepia nur ein höheres Differenzirungsstadium ist[1]; der Octopodentypus, so weit er auf die Dekapoden überhaupt mit Sicherheit bezogen werden kann (Brock, l. c. p. 53), ist als eine niedrigere Organisationsstufe zu betrachten, während die Geschlechtsorgane des Trem. Carenae — vermuthlich in Anpassung an die Bildung der einen großen Spermatophore — so verändert sind, dass sie nach keiner Richtung einen Anknüpfungspunkt bieten.

Das größte Räthsel aber der gesammten Cephalopodenorganisation auch in phylogenetischer Beziehung ist die Hectocotylie, eine Einrichtung, deren Morphologie wir bis jetzt auch nicht das geringste Verständnis entgegenzubringen vermögen. Die nach unserer jetzigen Einsicht in die Biologie der Cephalopoden wenigstens vollständig werthlose Hectocotylisation des Nautilus und der Dekapoden, welche einen uralten einstigen Zusammenhang höher entwickelter Apparate bei den gemeinsamen Vorfahren beider wenigstens

[1] Die Ähnlichkeit, die ich früher zwischen den ♂ Geschlechtsorganen von Nautilus und Sepia zu finden glaubte (Brock, Geschlechtsorg. d. Ceph. p. 13), ist mir wieder sehr zweifelhaft geworden, nachdem ich Gelegenheit gefunden habe, die v. d. Hoeven'sche Originalarbeit (Bijdragen tot de ontleedkundige Kennis angaande Nautilus Pompilius etc. Verhdl. koningkl. Akad. v. Wetensch. 3. Deel Amsterd. 1856. pag. 12) einzusehen.

ahnen lässt, könnte dazu führen, in dem Hectocotylus eine Einrichtung zu sehen, welche sonst nur in verschiedenartig gestalteten und physiologisch bedeutungslosen Resten vorhanden, bei der kleinen Gruppe der Philonexiden sich wunderbarer Weise bis auf die Gegenwart erhalten hätte. Wer erklärt aber dann den Umstand, dass selbst innerhalb der Philonexiden der Hectocotylus-Arm nicht der gleiche ist, vielmehr bei Argonauta der dritte linke, bei Tremoctopus der dritte rechte Arm in dieser Weise umgebildet wird? Wir müssen gestehen, dass hier Räthsel vorliegen, von deren Lösung wir noch unendlich weit entfernt sind.

Um so mannigfaltiger ist dagegen die Zusammensetzung des weiblichen Geschlechtsapparates. Schon Owen[1] unterschied mit Nautilus fünf Typen, welche er folgendermaßen gruppirte. Zuerst Nautilus, der für sich allein einen Typus bildet: wir wollen ihn vorläufig übergehen. Sodann Sepia, Sepiola, Rossia, Sepioteuthis »and some species of Loligo«: sie sind durch den Besitz zweier Nidamentaldrüsen, aber nur eines Eileiters mit einer »glandular termination« charakterisirt. Die dritte Gruppe (Onychoteuthis, Loligo [Ommastrephes] sagittata »and some other Calamaries«) besitzt doppelte Eileiter mit glandular terminations und zwei Nidamentaldrüsen, welche Angabe vollständig richtig ist, doch sind die hierher gehörenden »other Calamaries« bis heute apokryph geblieben. In der vierten sind Octopus und Eledone vereinigt und ganz richtig durch die Hauptmerkmale der Octopoden charakterisirt: die fünfte Gruppe endlich wird von Argonauta allein gebildet: »in the Argonaut the two oviducts are convoluted and have glandular coats throughout their extent, but without partial enlargements: there are two separate nidamental glands« — eine Diagnose, an der bis auf die Windung der Eileiter Alles irrig ist, und dieses einzige richtige Merkmal ist nicht charakteristisch für Argonauta, da es sich auch bei zahlreichen anderen Formen findet. (Loligo, Enoploteuthis, Chiroteuthis etc.)

Ich bin heut in der Lage, nicht weniger als vierzehn Typen aufstellen zu können. Es ist möglich, dass eine wachsende anatomische Kenntnis diese Zahl noch vermehren wird; aber dieser Reichthum ist, wie man bald bemerken kann, schon heute nur ein scheinbarer und zum guten Theil durch die in allen Differenzirungsreihen der ♀ Geschlechtsorgane sich geltend machende Tendenz, einen Eilei-

[1] Cyclop. pag. 556, wo nur vier auch unvollkommener definirte Typen angenommen sind. Eine vollständigere Wiederholung, auf die im Text allein Bezug genommen ist, findet sich New and rare Ceph. etc. pag. 121.

ter aufzugeben, bedingt. Im Einzelnen unterscheide ich folgende Typen.

1) Nur ein sehr kurzer rechts mündender Eileiter, welcher nicht direkt aus dem Eierstock, sondern aus einer Bauchfellstasche entspringt, in welche seinerseits erst der Eierstock mündet (Keferstein. Götting. Nachr. pag. 364. Klass. u. Ordnung. pag. 1394). Eine am Mantel befestigte Nidamentaldrüse. — Nautilus.

2) Nur ein rechter, aber in der Mittellinie mündender Eileiter[1] mit endständiger Drüse, wie ich der Kürze wegen sagen will; zwei im Eingeweidesack liegende Nidamentaldrüsen — Spirula.

3) Ein rechter Eileiter[2]; zu den Nidamentaldrüsen sind noch zwei accessorische hinzugetreten. — Rossia.

4) Dieselbe Anordnung, aber anstatt des rechten ist nur der linke Eileiter erhalten. — Loligo, Sepioteuthis.

5) Eben so, aber die accessorischen Nidamentaldrüsen sind in einen Drüsenkörper verschmolzen. — Sepia, Sepiola.

6) Doppelte Eileiter mit endständigen Eileiterdrüsen und Nidamentaldrüsen: die Eileiter liegen ventralwärts von den Kiemengefäßen. — Ommastrephes sagittatus.

7) Doppelte nicht geschlängelte Eileiter mit endständigen Eileiterdrüsen, welche nicht direkt an der Körperoberfläche, sondern in eine Bauchfellstasche münden, die dorsalwärts von den Kiemengefäßen liegt und an ihrem oberen Rand sich nach außen öffnet. — Ommastreph. todarus, Onychoteuthis.

8) Doppelte Eileiter mit endständigen Eileiterdrüsen ohne weitere accessorische Drüsen; die Eileiter liegen dorsalwärts von den Kiemengefäßen. — Enoploteuthis.

9) Eben so, aber ein Eileiter, bei Chiroteuthis Véranyi der rechte, ist verloren gegangen. — Chiroteuthis, Owenia[3].

10) Der Eierstock ist ein selbständiger, geschlossener Sack geworden, es sind doppelte, sehr lange, vielfach gewundene Eileiter

---

[1] Owen sagt nur (l. c. pag. 6, 12), dass die Hauptwindungen des Eileiters rechts liegen, er sagt aber nirgends, ob er auch rechts entspringt.

[2] Der Eileiter scheint bei Rossia (Owen, Appendix etc. Pl. C, Fig. 1) links zu entspringen, zieht dann ventralwärts über den Eierstock nach rechts um dort zu münden.

[3] Prosch, l. c. pag. 17. — Über Loligopsis wissen wir viel zu wenig Sicheres, um ihm hier einen Platz anzuweisen; die schon von Owen (Cyclop. pag. 558) wenn auch nicht entschieden bezweifelte Angabe, dass der Eileiter bei Lolig. Eschscholtzii am Hinterende des Thieres mündet (Rathke, l. c. pag. 162), ist sicher unrichtig.

vorhanden, die Eileiterdrüse ist nicht mehr endständig, sondern dem Eierstock sehr genähert, andere drüsige Apparate fehlen. — Argonauta, Tremoctopus catenulatus[1].

11) Die Eileiter sind kurz und nicht gewunden, hinter der ersten Eileiterdrüse sind große Samenreservoire entwickelt: an der Eileiteröffnung ist eine zweite Drüse aufgetreten. — Tremoctopus violaceus.

12) Die beiden Eileiterdrüsen sind in eine, scheinbar einfache verschmolzen, die Eier sind in einem einzigen großen Baum angeordnet. — Octopus.

13) Eben so, aber die Eier jedes einzeln mit besonderem Stiele von der Eierstockswand entspringend. — Eledone.

14) Der rechte Eileiter ist verloren gegangen, der linke mit seiner Drüse auf der Stufe von 12) und 13) stehend (?). — Cirrhoteuthis.

Eine Durchsicht dieser Tabelle lehrt nun erstens, dass die Myopsiden und die typischen Ögopsiden mit Nautilus im Besitz von Nidamentaldrüsen (bei Nautilus nur einer unpaaren) übereinstimmen, während dieselben unter den Ögopsiden bei Enoploteuthis, Chiroteuthis und Owenia fehlen. Vergleicht man die Zahl der Eileiter mit einander, so ergeben sich zwei symmetrische Eileiter bei allen Ögopsiden und Octopoden, ein einfacher bei Nautilus, Chiroteuthis und Owenia und als konstanter Gruppencharakter nur bei den Myopsiden, bei welchen der Eileiter auch mit Ausnahme von Spirula immer hinter die Kiemengefäße getreten ist.

Auf diesen Sachverhalt gestützt, wage ich nun Folgendes zu behaupten. Aus dem Umstande, dass

1) alle typischen Ögopsiden, also eine Gruppe, die in den meisten Punkten das Verhalten der Stammform mehr oder minder unverfälscht bewahrt hat, zwei symmetrische Eileiter besitzen,

2) dieselben auch allen typischen Octopoden zukommen, bei welcher Abtheilung für den Fortbestand sehr alter Einrichtungen (Gehirn, Kropf) schon hinlänglich gesicherte Beispiele vorliegen,

dass 3) die Formen, denen ein Eileiter typisch fehlt (Myopsiden) nicht nur im ♀ Geschlechtsapparat, sondern auch sonst sich als sehr hoch differenzirt erweisen, folgt, dass der doppelte Eileiter die älteste Form des ♀ Geschlechtsapparates

[1] Diese Form ist, da ich die mikroskopische Untersuchung der Eileiterdrüse noch nicht vorgenommen habe, nur provisorisch eingereiht.

darstellt, und dass alle Formen mit nur einem Eileiter aus solchen mit einem doppelten durch Reduktion hervorgegangen sind.

Die Ögopsiden bilden für sich eine vollkommen abgeschlossene Differenzirungsreihe, deren Anfangsglied ich nicht bei Enoploteuthis, sondern bei Ommastr. sagittatus finde. Erstens nämlich stehe ich nicht an, die Nidamentaldrüsen der Dekapoden mit der des Nautilus zu homologisiren[1], so dass ich sie also nicht etwa innerhalb der Ögopsiden als erworben auffasse, wobei dann Enoploteuthis etc. die ältesten Formen sein würden, sondern glaube, dass sie bei Enoploteuthis, Chiroteuth. und Owenia erst sekundär verloren gegangen sind. Dann aber stimmt aus der Ommastreph.-Gruppe speciell Ommastr. sagittatus mit Nautilus und Spirula außer in dem Besitz von Nidamentaldrüsen auch in der Lage der Eileiter überein, welche bei allen diesen Formen ventralwärts von den Kiemengefäßen liegen[2]. Von Ommastrephes sagitt. aus ist dann die Differenzirung allein innerhalb der Ögopsiden in drei verschiedenen Richtungen thätig: erstens nämlich wandern die Eileiter hinter die Kiemengefäße, was bei Ommastr. todarus und Onychoteuthis eingeleitet, bei Enoploteuthis und Verwandten schon vollzogen ist: zweitens gehen bei Enoplot., Chiroteuth. und Owenia die Nidamentaldrüsen verloren und drittens wird bei den beiden letzteren Formen auch ein Eileiter eingebüßt.

Die Octopoden würden auch hier wieder mit ihrer niedrigsten, durch Argonauta repräsentirten Stufe unmittelbar an die Ögopsiden und zwar an Enoploteuthis anknüpfen, wenn nicht außer dem Verlust der Nidamentaldrüsen auch schon in dem Selbständigwerden der Eierstockswände und dem Herabrücken der Eileiterdrüse gegen den Eierstock sich eine weitere Differenzirung vollzogen hätte, welche von jetzt an durch die ganze Octopodenreihe konsequent festgehalten wird. Dass aber die Eileiterdrüse von Argonauta der der Dekapo-

[1] Die wenigen Andeutungen, die sich in der Litteratur über die Struktur der Nidamentaldrüse des Nautilus finden (Owen, Mem. pag. 43, Keferstein, Gött. Nachr. pag. 364) sprechen eher für, als gegen eine Homologisirung; in der Einzahl und der abweichenden Lage kann ich keine principiellen Unterschiede erblicken.

[2] Owen spricht niemals davon, dass der Eileiter von Spirula hinter den Kiemengefäßen resp. dem Herzen durchtritt, und dann scheint es auch in Hinblick z. B. auf Taf. III, Fig. 1 etc. keinem Zweifel zu unterliegen, dass dies nicht der Fall ist.

den homolog ist, lässt sich aus ihrem Bau mit ziemlicher Sicherheit nachweisen.

Auch bei Tremoctopus violaceus ist der Eierstock noch, wie bei Argonauta, durch die Dünnheit und Schwäche seiner Wand ausgezeichnet; es ist in so fern aber ein Fortschritt vorhanden, als am Eingang des Eileiters sich eine Drüsenmasse differenzirt hat, welche durch einen Abschnitt des Eileiters von der zweiten Drüse, die der einzigen der Argonauta und der Dekapoden entspricht, getrennt wird. Diese obere Drüse ist ohne Zweifel als eine innerhalb der Octopoden erworbene Neubildung zu betrachten, welche physiologisch vielleicht dieselbe Rolle, wie die accessorische Nidamentaldrüse der Myopsiden spielt. Wir finden sie auch bei Octopus und Eledone wieder, aber in einer Lageveränderung, welche die höchste Differenzirungsstufe anzeigt: sie ist mit der primären Drüse zusammengetreten und beide zusammen bilden die scheinbar einfache Eileiterdrüse der höheren Octopoden, deren Zusammensetzung aus zwei Drüsen aber selbst noch makroskopisch im grünen und weißen Ring sich kundgiebt (Brock, Geschlechtsorg. d. Ceph. pag. 102). Außerdem aber ist der Eierstock ein dickwandiges muskulöses Organ geworden und der kurze gemeinschaftliche Stamm beider Eileiter bei Argonauta und Tremoctopus hier auf ein Minimum reducirt.

Der Verlust des einen Eileiters bei Cirrhoteuthis kann nur als Rückbildung aufgefasst werden; seine Eileiterdrüse, wenn sie auch merkwürdigerweise jedenfalls hoch differenzirt ist (Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 30), scheint doch nach der Abbildung der der höheren Octopoden weniger nahe zu stehen, als es der Beschreibung nach der Fall sein müsste.

Wie die Octopoden, so knüpfen auch die Myopsiden nicht an die ältesten, sondern an höher differenzirte Formen der Ögopsiden an. Eine lebende Form, welche als Ausgangspunkt zu gelten hätte, ist nicht bekannt, sie würde sich übrigens von Ommastreph. todarus und Onychoteuthis nur darin unterscheiden, dass die Wanderung der Eileiter hinter die Kiemengefäße sich schon definitiv vollzogen hätte. Immerhin wäre aber auch von einer solchen Form zu den typischen Myopsiden noch ein großer Sprung, der bis jetzt noch von keiner bekannten Form ausgefüllt wird, denn es geht nicht nur konstant ein Eileiter verloren, sondern es treten auch die accessorischen Nidamentaldrüsen zum ♀ Geschlechtsapparat hinzu. Ihre Verschmelzung bei Sepia und Sepiola kennzeichnet die höchste Differenzirung

der ♀ Geschlechtsorgane, welche nicht nur innerhalb der Abtheilung, sondern von den Cephalopoden überhaupt erreicht wird[1].

Als die ursprüngliche Anordnung der Eier im Eierstock ist die von mir Brock, Geschlechtsorg. d. Ceph. p. 90, bei Loligo beschriebene zu betrachten: eine centrale Bindegewebsspindel mit reichlicher seitlicher Verästelung, an der die Eier jedes an einem besonderen Stiele sitzen. Diese Anordnung scheint bei allen von mir untersuchten Ögopsiden und bei Loligo und Sepioteuthis sich zu finden; als daraus hervorgegangen ist die bei den niederen Octopoden vorhandene anzusehen (Argonauta, Tremoctopus, wo sich viele, gegen 50 Eierbäumchen finden, deren jedes nach dem ersten Typus gebaut ist, und ähnlich muss nach der Beschreibung Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 30 auch der Eierstock von Cirrhoteuthis beschaffen sein. Ob der Eierstock von Octopus, der einen einzigen großen überaus reich verzweigten Baum in seinem Inneren zeigt, auf die Philonexiden oder direkt auf Loligo ähnliche Formen zurückzuführen ist, lässt sich vorläufig noch nicht entscheiden. Die höchste Differenzirungsstufe endlich, auf welcher die Verästelung der Eier tragenden Oberfläche gänzlich unterdrückt ist und jedes Ei für sich mit besonderem Stiele direkt von der Eierstockswand entspringt, ist verschiedene Male unabhängig von einander erreicht worden, aber immer nur von Formen, welche auch sonst die Ausläufer phylogenetischer Reihen bilden: Sepia, Sepiola, Rossia[2] und Eledone; eigenthümlicherweise findet sich diese Anordnung der Eier aber auch bei Nautilus (Owen, Mem. pag. 42).

Dass die Faltung der Eierstockseier bei den Dekapoden komplicirter als bei den Octopoden ist, dürfte als bekannte Thatsache noch zum Schluss zu erwähnen sein. Bei den Dekapoden ist das Faltensystem netzförmig, während sich bei den Octopoden nur einfache Längsfalten finden.

[1] Spirula ist weniger wegen des Mangels der accessorischen Nidamentaldrüsen, als wegen der Lage des Eileiters schwer in der Differenzirungsreihe der Myopsiden unterzubringen; da aber schon die Schale mit Nothwendigkeit auf eine sehr frühe Abzweigung schließen lässt, so können auch die Geschlechtsorgane Erinnerungen an ältere, den typischen Ögopsiden jedenfalls näher stehende Zustände bewahrt haben, auch wenn eine Anlehnung an eine lebende Form mit Sicherheit nicht zu erkennen ist.

[2] Wird von Owen (New and rare Ceph.) nicht besonders erwähnt, geht aber aus der Abbildung (l. c. Pl. XXI Fig. 18) hervor.

Allgemeiner Theil.

Unsere anatomische Durchmusterung der wichtigeren Organsysteme hat hiermit ihr Ende erreicht und wir können uns nunmehr denjenigen Aufgaben zuwenden, deren Lösung in der Einleitung als das Hauptziel vorliegender Arbeit hingestellt wurde. Es wird sich jetzt zeigen, ob die gegenwärtige Summe unserer Erkenntnis schon ausreichend ist, um an ihrer Hand die Aufstellung einer Genealogie der Dibranchiaten zu unternehmen, ob sie ein hinreichend festes Fundament für ein Gebäude abzugeben vermag, das etwas mehr als ein Luftschloss sein will. Ich werde also den Versuch machen, nach den gewonnenen anatomischen Resultaten die Verwandtschaftsverhältnisse der Dibranchiaten zugleich mit Herbeiziehung der von der Paläontologie und Ontogenie gebotenen Hilfsquellen, so weit es mir möglich ist, ausfindig zu machen, und hoffe, so wenige vielleicht auch von den hier ausgesprochenen Ansichten vor späteren umfassenderen Forschungen sich bewähren werden, damit doch klarer, als es durch lange Erörterungen geschehen würde, darzulegen, wo ein Nachfolger zur Förderung der Aufgabe einzusetzen hat.

Es dürfte nicht überflüssig sein, vorher zu bemerken, dass wir als günstigstes Resultat nicht mehr, als eine Erkenntnis der Dibranchiatenphylogenie in ihren allgemeinsten Zügen erwarten dürfen. Auch wenn die im Vorhergehenden behandelten Arten erschöpfender untersucht worden wären, als es der Fall war, so darf man doch nicht vergessen, dass ihre Anzahl im Verhältnis zur Gesammtzahl der bekannten Arten nicht nur eine sehr spärliche ist, sondern dass sie sich auch auf die einzelnen Familien in sehr ungleicher Weise vertheilen. Manche jetzt unverstandene und zusammenhangslose Einzelnheit wird bei wachsender Formenkenntnis Bedeutung gewinnen und in Verbindung mit anderen gerade da ungeahntes Licht verbreiten, wo man es am wenigsten vermuthet hätte. Für jetzt aber können wir bei unseren Betrachtungen nicht vorsichtig genug sein, besonders da die Unterstützung, die wir von der Embryologie und Paläontologie zu erwarten haben, der vergleichenden Anatomie gegenüber trotz ihrer Lückenhaftigkeit kaum in Betracht kommen kann.

In der Einleitung wurde gezeigt, dass uns als ein Werk älterer Systematiker eine Eintheilung der Dibranchiaten überliefert worden ist, welche sich wohl systematisch, aber zum Theil wenigstens weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich begründen ließ. Es ist

daher zuerst die Vorfrage zu erledigen, ob wir in den Gruppen der Ögopsiden, Myopsiden und Octopoden natürliche Abtheilungen vor uns haben. Da aber nach den vorstehenden Untersuchungen an der natürlichen Begrenzung der Octopoden nicht mehr gezweifelt werden kann, wenn ein solcher Zweifel überhaupt noch erlaubt war, so läuft die Frage darauf hinaus, ob Ögopsiden und Myopsiden auch anatomisch sich aufrecht erhalten lassen.

Hier glaube ich nun allgemeiner Zustimmung sicher zu sein, wenn ich diese Frage in bejahendem Sinne beantworte. Zwar findet, wie später näher erörtert werden wird, zwischen Sepioteuthis und Loligo einerseits und den Ommastrephes-Arten andererseits ein wirklicher Übergang statt und bei wachsender anatomischer Formenkenntnis werden sich auch wohl noch andere und engere Übergänge finden lassen[1], aber im Bau des ♀ Geschlechtsapparates, dem nicht verlängerten Brachialganglion, den weit gespaltenen Pallialnerven, den Gefäßursprüngen aus dem Herzen und dem nicht spiralig eingerollten Nebenmagen der Myopsiden sind auch anatomisch genügend scharfe Unterscheidungsmerkmale gegeben. Eine so aberrante Form wie Spirula kann dabei freilich nicht berücksichtigt werden, aber es ist sehr zweifelhaft, ob diese Form überhaupt bei den Myopsiden belassen werden darf.

Wir können nach Erledigung dieser Vorfrage nunmehr unserer eigentlichen Aufgabe näher treten und werden zunächst zu erörtern haben, welche der drei Abtheilungen phylogenetisch als die älteste angesehen werden muss und in welchem genealogischen Verhältnis die beiden anderen Abtheilungen zu ihr und unter sich stehen. Auch hier können wir die Octopoden, diese unzweifelhaft jüngsten Dibranchiaten vorweg ausscheiden und so handelt es sich bei der Frage nach dem Altersvorrang auch hier nur um die beiden Dekapoden-Gruppen. Das Resultat, zu welchem ich in Betreff dieser gekommen bin, habe ich in so fern schon vorausgenommen, als ich in der anatomischen Darstellung die Ögopsiden immer zum Ausgangspunkt nahm und von ihnen dann zu den Myopsiden und Octopoden fortschritt. Es wird dem Leser nicht entgangen sein, dass mit dieser in der Betrachtung eingehaltenen Reihenfolge auch fast immer die Entwicklung komplicir-

[1] Ein solcher ist z. B. vielleicht Loligo Bianconi Vér., welcher mit Habitus und Mantelschließapparat eines Loligo und myopsiden Augen eine mit einem Phragmoconus versehene Schale verbindet. J. B. Véany, Mollusq. méditerranés observés, décrits etc. I. Partie. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes 1851 pag. 100, 101).

terer Verhältnisse aus einfacheren, also die Differenzirungsrichtung zusammenfiel, und ein Blick auf die Tabelle II (pag. 262) wird, denke ich, genügen, das erbrachte Beweismaterial in den wichtigsten dieser Reihen noch einmal in das Gedächtnis zurückzurufen.

Ich könnte damit die Frage als erledigt ansehen, wenn ich es nicht für ersprießlich hielte, über das Verhältnis von Sepioteuthis und Loligo Einiges zu bemerken. Sepia und Sepiola sind jede in einer anderen Richtung so eigenartig differenzirt, dass es vollkommen unmöglich ist, in ihnen irgend wie Stammformen finden zu wollen. Loligo und Sepioteuthis sind dagegen offenbar Bindeglieder zwischen Ögopsiden und Myopsiden, und angenommen z. B., dass paläontologische Gründe dazu zwängen, könnte man wohl in ihnen eine Ausgangsgruppe sehen, aus der einerseits Myopsiden, andererseits Ögopsiden sich heraus entwickelt hätten. Bei dieser Annahme treffen wir aber auf die Schwierigkeit, dass wir nach Seite der Myopsiden hin fast lauter aufsteigende, nach Seite der Ögopsiden lauter absteigende Differenzirungsreihen, also Reduktionen zu verzeichnen hätten: die Ögopsiden würden im Lichte dieser Betrachtungsweise als heruntergekommene Descendenten der anderen Gruppe erscheinen. Dass solche Schlussfolgerungen den Thatsachen direkt Gewalt anthun, dürfte nicht zu bezweifeln sein; was aber für mich in dieser Frage den Ausschlag giebt, ist die Zusammensetzung des ♀ Geschlechtsapparates bei Loligo und Sepioteuthis, von dem aus als angenommener Stammform der der Ögopsiden unmöglich abgeleitet werden kann.

Wir dürfen es also als sicher ansehen, dass unter den lebenden Dibranchiaten die Ögopsiden phylogenetisch die niedrigsten und damit die älteste Gruppe sind, und es tritt jetzt die zweite Frage an uns heran, in welchem genealogischen Verhältnis die beiden anderen Gruppen, zunächst also die Myopsiden zu ihr stehen. Wir werden uns zwischen den beiden Möglichkeiten zu entscheiden haben, ob die Myopsiden direkt an lebende Formen der Ögopsiden anknüpfen, oder ob beide nur auf eine gemeinschaftliche Stammform, einen Ur-Dibranchiatenstamm zurückgeführt werden müssen, und wenn die Entscheidung im letzteren Sinne ausfällt, so wird zu untersuchen sein, in wie weit eine Rekonstruktion dieser Urform aus den Organisationsverhältnissen ihrer Descendenten noch möglich ist.

Zu diesem Zweck wird es nöthig sein, die unter den Ögopsiden vereinigten Formen einer näheren Musterung zu unterziehen. Dieselben zerfallen, so weit sie anatomisch überhaupt bekannt sind, in

zwei große Gruppen, die ich nach ihren typischen Vertretern Ommastrephes- und Loligopsis-Gruppe nennen will. Beide haben natürlich alle wesentlichen Züge der Ögopsiden-Organisation (Verlängerung d. Gangl. brachiale, starke Kommissur zwischen dem Gangl. stellata und den Nn. viscerales, primitive Form des Gangl. stellat., schlitzförmige Harnsackmündungen, Mangel der accessorischen Nidamentaldrüsen mit einander gemein, unterscheiden sich aber von einander durch den Besitz von Nidamentaldrüsen bei der Ommastrephes-Gruppe, in dem Verlust der Klappe, meist eines Eileiters, dem Besitz einer Milz und der symmetrischen Form der Analanhänge bei Loligopsis und Verwandten. Zu der ersteren Gruppe rechne ich die beiden Ommastrephes-Arten, zu der letzteren, deren Vertreter leider alle ganz ungenügend anatomisch bekannt sind, Chiroteuthis, Loligopsis und Owenia, vielleicht auch Histioteuthis und Véranya, welche ebenfalls keine Klappe besitzen. Onychoteuthis und Enoploteuthis stehen zwischen beiden Gruppen in der Mitte, doch so, dass Enoploteuthis sich weit enger an die Loligopsis-, Onychoteuthis mehr an die Ommastrephes-Gruppe anschließt. Ich lasse zur besseren Erläuterung des Gesagten zwei kleine Tabellen folgen, von denen die erste die Unterschiede zwischen beiden Gruppen, die zweite die Stellung von Enoploteuthis und Onychoteuthis zu denselben zu veranschaulichen bestimmt ist.

Tabelle I.

Ommastrephes.	Enoploteuthis.	Chiroteuthis.	Loligopsis.	Owenia.
Nidamentaldrüsen vorhanden.	Keine.	Keine.	Keine.	Keine.
Zwei Eileiter.	Eben so.	Nur einer.	?	Nur einer.
Radula komplicirt.	Radula einfach.	?	?	?
Analanhänge unsymmetrisch	Symmetrisch.	Eben so.	?	?
Trichterklappe vorhanden.	Eben so.	Keine Trichterklappe.	Eben so.	Eben so.
Keine Milz.	Eine Milz vorhanden.	Eben so.	?	?

Tabelle II[1].

Ommastr. sagittatus.	Onychoteuthis.	Enoploteuthis.
A. Arme mit Saugnäpfen.	Arme mit Haken und Saugnäpfen.	Arme nur mit Haken.
M. retract. cap. med. und lat. verschmolzen.	Beide Muskeln nur in ihrer unteren Hälfte verschmolzen.	Beide Muskeln in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt.
Radula mit 2 Seitenzähnen auf der Mittelplatte, 1 Seitenzahn auf der Zwischenplatte	Mittelplatte wie Ommastrephes, dagegen der Seitenzahn auf der Zwischenplatte verschwunden.	Seitenzähne auch auf der Mittelplatte verschwunden.
Obere Speicheldrüsen klein, aber gut entwickelt.	Obere Speicheldrüsen viel kleiner.	Obere Speicheldrüsen ganz rudimentär.
Eileiter ventral von den Kiemengefäßen liegend.	Eileiter in Überwanderung begriffen[2].	Eileiter dorsal von den Kiemengefäßen liegend.
B. Schale mit Phragmoconus.	Wie Ommastrephes.	Schale ohne Phragmoconus.
Mantelschließknorpel ⊥förmig.	Mantelschließknorpel einfache Spange.	Wie Onychoteuthis.
Keine accessorische Herzen an den Arterien.	An den Zweigen der Ao. cephalica und der Ao. posterior accessorische Herzen.	Wie Onychoteuthis.
Nidamentaldrüsen vorhanden.	Wie Ommastrephes.	Nidamentaldrüsen fehlen.

Können wir nun die Myopsiden und zwar etwa mit Formen wie Loligo und Sepioteuthis an eine dieser beiden Gruppen anschließen? Die große habituelle Ähnlichkeit zwischen Loligo und Ommastrephes, welches Genus erst spät und zwar nur auf Schale und Augen hin von Loligo abgetrennt wurde, kann uns als Wegweiser dienen.

[1] Unter A sind die Eigenschaften zusammengestellt, in welchen Onychoteuthis und Enoploteuthis wirklich zwischen beiden Gruppen stehen, unter B diejenigen, in welchen sie sich entweder an die eine oder andere direkt anschließen.

[2] Ich glaube nämlich, dass die pag. 253 beschriebene Lage der Eileiter bei Ommastr. todarus und Onychoteuthis in der That so aufgefasst werden muss. Wir haben in ihnen ein gutes Beispiel vor uns, wie wir uns eine solche phylogenetische Überwanderung überhaupt zu denken haben.

Loligo und Sepioteuthis geben in der That ein vorzügliches Bindeglied zwischen Ommastrephes einerseits, Sepia andererseits ab, wie ich wieder in Form einer Tabelle kürzer und übersichtlicher, als es lange Erörterungen thun würden, zeigen will.

Tabelle III[1].

Ommastr. sagitt.	Ommastr. todarus.	Sepioteuthis.	Loligo.
Schale mit Phragmoconus.	Wie Ommastr. sagitt.	Schale ohne Phragmoconus.	Wie Sepioteuth.
Abspaltung der inneren Pallialnerven im Anfange.	Weiter fortgeschritten.	Noch weiter.	Spaltung auf den ganzen Pallialnerven ausgedehnt.
Kommissur gerade zwischen den Ganglia stellata ausgespannt, stark.	Wie Ommastr. sagitt.	?	Kommissur auf den Pallialnerven heraufgerückt, fein.
Harnsacköffnungen schlitzförmig.	Wie Ommastr. sagitt.	Wie Ommastr. sagitt.	Harnsacköffnungen kleine Papillen.
Radula mit einem Seitenzahn auf den Zwischenplatten.	Wie Ommastr. sagitt.	Radula ohne Seitenzahn auf den Zwischenplatten.	Radula wie Ommastreph.
Eileiter ventralwärts von den Kiemengefäßen gelegen.	Eileiter in Überwanderung begriffen.	Nur ein dorsaler linker Eileiter.	Wie Sepioteuth.
Analanhänge unsymmetrisch.	Wie Ommastr. sagitt.	Analanhänge fast symmetrisch.	Analanhänge ganz symmetrisch.
Keine accessorischen Nidamentaldrüsen.	Wie Ommastr. sagitt.	Accessorische Nidamentaldrüsen vorhanden.	Wie Sepioteuth.
Nebenmagen spiralig eingerollt.	Wie Ommastr. sagitt.	Nicht spiralig eingerollt.	Wie Sepioteuth.
Leber undurchbohrt.	Wie Ommastr. sagitt.	Leber von Aorta ceph. und Ösoph. durchbohrt.	Wie Sepioteuth.
Zweige der Ao. posterior mit accessorischen Herzen.	Wie Ommastr. sagitt.	Keine accessorische Herzen.	Wie Sepioteuth

[1] Außer den Organisationsverhältnissen, in denen ein kontinuirlicher Übergang stattfindet, sind dieser Tabelle auch diejenigen einverleibt worden, durch welche sich zwar Loligo und Sepioteuthis von den Ommastrephes-Arten scharf trennen, welche dabei aber einen höheren Differenzirungsgrad des bei den Ommastrephes-Arten zu findenden Verhaltens bilden.

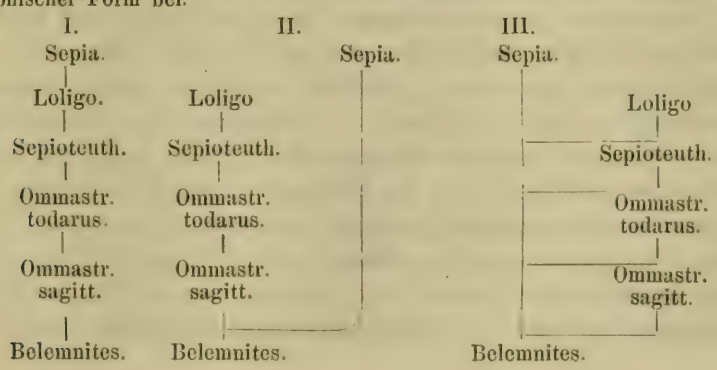
Wir ersehen aus dieser Tabelle sofort alle Differenzirungsreihen, welche von den Ögopsiden und zwar der Ommastrephes-Gruppe ausgehend, durch Sepioteuthis und Loligo zu Sepia aufsteigen; es ist dem noch hinzuzufügen, dass Sepioteuthis und Loligo noch im Besitz von Nidamentaldrüsen, einer Trichterklappe, einer komplicirter gebauten Radula, und der Abwesenheit der Milz mit Ommastrephes zusammengehen und sich in allen diesen Merkmalen streng von der Loligopsis-Gruppe unterscheiden, während sie wenige, aber wichtige Merkmale, wie den Bau des ♀ Geschlechtsapparates, die Form des Brachialganglions und den nicht spiralig eingerollten Nebenmagen mit Sepia theilen und sich in diesen Punkten wieder von Ommastr. unterscheiden. Unter beiden Arten ist Sepioteuthis wohl wegen der noch schlitzförmigen Harnsacköffnungen, der Form des Gangl. stellat., der Kleinheit des Tintenbeutels und der Form der Analanhänge als die ältere zu betrachten, welche zunächst den Anschluss an die Ommastrephes-Arten vermittelt, denen sich Loligo in der Radula allerdings wieder näher verwandt zeigt. In der Frage, welche der beiden Ommastrephes-Arten als Myopsiden-Stammform anzusehen ist, resp. ihr am nächsten steht, möchte ich mich wohl für Ommastr. todarus entscheiden, da diese Form in der Lage des Eileiters und der Form des Gangl. stellat. zwischen Ommastr. sagitt. und Sepioteuthis gerade in der Mitte steht, doch wird sich hier erst bei einer weit größeren anatomischen Formenkenntnis eine einigermaßen sichere Entscheidung treffen lassen.

Es wird aber Zeit, dass wir uns bei unseren phylogenetischen Erörterungen der Sepienschale erinnern, dieses eigenthümlichen Organs, welches sich allein mächtig genug zeigt, alle derartigen Spekulationen nicht nur innerhalb der Myopsiden, sondern innerhalb der ganzen Dekapoden auf das erheblichste zu beeinflussen. Ich habe im Vorhergehenden oft genug darauf hinweisen müssen, dass Sepia neben Sepiola in der Organisation der Weichtheile sich in jeder Beziehung als der am höchsten differenzirte Dekapode ausweist, und ich brauche nur an das Verhalten der Muskulatur, der dorsalen Trichterwand, der Form des Mantelschließapparates, die Radula, den Verlust der oberen Speicheldrüsen, die gelappte Leber, die Lage und Form des Tintenbeutels, den Verlust der Kommissur zwischen den Gangl. stellata und die Verschmelzung der accessorischen Nidamentaldrüsen zu erinnern, um diese Behauptung noch einmal in Kürze zu rechtfertigen. Damit würde es vollkommen in Einklang stehen, wenn wir bei Sepia gar keine Schale oder nur eine höchst rudimen-

täre Hornschale, etwa wie bei Sepiola fänden und wir würden in diesem Falle einen Stammbaum Ommastr. sagitt. — Ommastr. todarus — Sepioteuth. — Loligo — Sepia mit einem Seitenzweig Loligo — Rossia — Sepiola aufstellen können, wie er wohl selten in ähnlicher Vollkommenheit erreicht wäre. Die Sepienschale allein aber stürzt dieses Gebäude.

Um diesen räthselhaften Anachronismus nun doch in unserem Stammbaum unterzubringen, bieten sich drei Möglichkeiten. Erstens nämlich kann man annehmen, dass die phylogenetische Entwicklung wirklich so ist, wie sich aus der Betrachtung der Weichtheile allein ergiebt, dass also Sepia direkt von Loligo-ähnlichen Formen abstammt, bei welcher Voraussetzung sich die Sepienschale aus einer einfachen Hornschale wieder heraus entwickelt haben müsste. Zweitens ist es möglich, dass sich Sepia zu einer sehr frühen Zeit vom gemeinschaftlichen Dibranchiatenstamm losgemacht hat, als alle Formen noch gekammerte Kalkschalen besaßen. Dann wären sämmtliche höhere Differenzirungen, die Sepia in der Organisation der Weichtheile gegen die ältesten Dibranchiaten — lassen wir nur Ommastrephes als solche gelten — voraus hat, von ihr selbständig erworben worden. Drittens endlich lässt sich denken, dass im geraden Dibranchiatenstamm durch Ögopsiden und Myopsiden die gekammerte Kalkschale beibehalten und allmählich nur so weit reducirt wurde, als wir es bei Sepia finden und es wären dann alle Formen mit Hornschalen Seitenzweige, die sich zu verschiedener Zeit vom Hauptstamm losgemacht und alle selbständig für sich zu wiederholten Malen die Kalkschale zu Gunsten der einfachen Hornschale aufgegeben hätten[1]. Für welche der drei Möglichkeiten werden wir uns nun zu entscheiden haben?

[1] Ich füge hier zur Erleichterung des Verständnisses alle drei Hypothesen in graphischer Form bei.



Wie ich glaube, dürfte die erste wohl wenig Beifall finden. Wohin wir auch unseren Blick richten mögen, überall in der ganzen Stammesgeschichte der Dibranchiaten finden wir die Entwicklung auf Reduction und Beseitigung der Schale gerichtet, nirgends ist ein sicheres Beispiel bekannt, dass von einer niedrigeren Schalenorganisation zu einer höheren fortgeschritten würde. Wollte man aber auch diesen Fall bei Sepia als Ausnahme statuiren und sie wieder aus einer Loligo-Schale ableiten, wie wunderbar wäre es, dass bei dieser höheren Differenzirung auch nicht der kleinste nur der Sepienschale eigenthümliche Zug zum Vorschein gekommen ist, der für die Selbständigkeit ihrer Erwerbung Zeugnis ablegte, sondern dass hier die Natur, gleichsam in Erinnerung an den ehemaligen Ausgangspunkt nichts Besseres, als eine verkümmerte Belemnitenschale vorzubringen vermocht hätte!

Ganz unhaltbar wird aber diese Hypothese, sobald wir die Paläontologie zu ihrer Kritik mit zu Hilfe nehmen. Paläontologisch bildet Sepia ein Glied einer Differenzirungsreihe, welche ebenfalls auf Reduktion der Schale gerichtet ist, Belemnites — Beloptera, — Belemnosis und Belosepia — Sepia — Coccoteuthis (Trachyteuthis), und ist in dieser Reihe noch nicht einmal das Endglied. Wie unnatürlich es wäre, die Sepienschale aus diesem Verbande herauszureißen und sie mit allen vorhin schon geäußerten Bedenken direkt von einer Loligo-Schale abzuleiten, liegt auf der Hand, und ich brauche mich bei dieser Hypothese daher wohl nicht weiter aufzuhalten.

Ich wende mich jetzt zur zweiten Möglichkeit. Es ist nicht zu leugnen, dass dieselbe auf den ersten Blick viel für sich zu haben scheint und doch lassen sich auch gegen ihre Annahme schwere Bedenken geltend machen. Hat sich wirklich Sepia so frühe abgezweigt, als es diese Annahme fordert, so müsste der weite Raum, der Sepia jetzt von den ältesten Ögopsiden trennt, von ihren Vorfahren selbständig durchlaufen sein und wir hätten dann zwei in den Weichtheilen vollkommen identische parallele Entwicklungsreihen (Ommastr. — Sepia, Ommastr. — Loligo) vor uns, die sich nur in der Schale von einander unterschieden. Wenn nun auch Beispiele und selbst auffallende von Parallelismus in phylogenetischen Reihen gerade bei Dibranchiaten unstreitig vorkommen und schon mehrfach darauf hingewiesen werden musste (vgl. z. B. pag. 220), so müssten doch Beweise ganz anderer Art erbracht werden, um es glaublich erscheinen zu lassen, dass eine parallele Differenzirung zweier Ent-

wicklungsreihen in sämmtlichen Organsystemen und so lange Zeit hindurch konsequent beibehalten werden konnte. So lange dies nicht der Fall ist, müssen wir eine solche Annahme einfach von der Hand weisen.

Es bleibt uns also die dritte Möglichkeit. Wenn ich mich in der That zu dieser bekenne, so geschieht das nicht etwa, weil es sonst keinen Ausweg mehr gäbe, sondern weil wirklich kein irgend wie stichhaltiger Einwurf gegen dieselbe geltend gemacht werden kann. Die in diesem Falle nöthige Annahme, dass die einfache Hornschale zu verschiedenen Malen unabhängig von einander erworben ist, möchte unbequem erscheinen: sie ist es aber in der That nicht, da die ganze Entwicklungstendenz der Dibranchiaten auf Reduktion und Beseitigung der Schale gerichtet erscheint. Und wenn wir vollends sehen, dass bei Sepiola in der Muskulatur, in der Form des Gangl. stellat. etc. eigenthümliche Züge der Octopodenorganisation plötzlich ganz unvermittelt auftreten, wo eine unabhängige Erwerbung außer Zweifel steht, so kann erst recht keine principielle Schwierigkeit in der Annahme einer mehrmals stattgehabten Reduktion der Schale gefunden werden und so nehme ich denn keinen Anstand, mich in Betreff der Phylogenie der Myopsiden für den dritten Modus unter den aufgestellten Stammbaumformen zu entscheiden.

Weniger Schwierigkeit bereitet die noch ältere Schale von Spirula. Auch die Anatomie der Weichtheile ist hier im Gegensatz zu Sepia mit der Schale wenigstens so weit in Übereinstimmung, dass man eine sehr frühe Abzweigung vom Dibranchiatenstamm wohl mit Sicherheit annehmen kann. Leider ist die Owen'sche Arbeit gerade in vielen entscheidenden Punkten (Kommissur zwischen Ganglia stellata und Nn. viscerales, näheres Verhalten der Gangl. stellat. und Pallialnerven, Radula, Harnsackköffnungen etc.) so lückenhaft, dass es kaum möglich ist zu bestimmen, wo etwa die Abzweigung vom Dibranchiatenstamm stattgefunden haben kann; jedenfalls aber sind uns in der Lage des Eileiters, in der Spirula Nautilus ähnelt, und in der Abwesenheit von Analanhängen — wenn diese nicht nur übersehen sein sollten — sehr alte Zustände überliefert worden, wie auch der Besitz von oberen Speicheldrüsen und die Kleinheit des Tintenbeutels in diesem Sinne aufzufassen sind. Bestätigt sich der Mangel unterer Speicheldrüsen, so haben wir eine Reduktion vor uns, wie solche bei Formen, welche eine lange isolirte Entwicklung

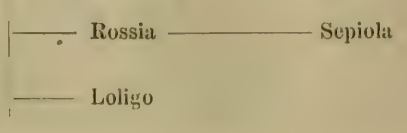
hinter sich haben, ganz gewöhnlich sind, und wie wir sie bei dem Gegenstück von Spirula unter den Octopoden, Cirrhoteuthis noch zahlreicher antreffen werden. Dass Spirula mit den echten Myopsiden nichts zu thun hat[1], erscheint schon jetzt sicher, andererseits kennen wir aber ihre Anatomie zu wenig genau, um sie bei den Ögopsiden unterzubringen, resp. eine eigene Abtheilung für sie aufzustellen, was mir noch am meisten den vorliegenden Thatsachen zu entsprechen scheint.

Sepiola stand ich früher nicht an, als einen echten Loligo zu bezeichnen (Brock, Verwandtschaftsverh. d. Ceph. etc. pag. 25), gelangte aber bei näherer Prüfung der Verhältnisse zur Überzeugung, dass sich Sepiola in einigen Punkten ihrer Organisation weit mehr Sepia nähert. Ich glaube daher jetzt annehmen zu müssen, dass sie sich vom gemeinschaftlichen Stamm etwa zwischen Loligo und Sepia abgezweigt hat, ohne für jetzt sicher entscheiden zu können, wem sie eigentlich näher steht. Eine genaue Anatomie von Rossia, welche das Bindeglied zwischen Loligo und Sepia einerseits, Sepiola andererseits bildet[2], muss hier Aufklärung verschaffen. Bemerkenswerth ist, dass bei Sepiola und Rossia die Schale die größte Reduktion erfahren hat, die vor dem völligen Verschwinden überhaupt beobachtet wird, denn sie erreicht bekanntlich hier nur die halbe Länge des Thieres. Im Übrigen ist Sepiola mit Loligo näher verwandt in der Lage des Tintenbeutels und der Form des Mantelschließapparates, sie steht aber Sepia näher in der Zusammensetzung der ♀ Geschlechtsorgane, der Form des Magens, dem Bau der dorsalen Trichterwand und dem Mangel oberer Speicheldrüsen. Alle diese für die Dekapoden-Organisation typischen Züge werden aber verwischt durch den Verlust des Nackenschließapparates und die höchst eigenartige Entwicklung der Muskulatur und des Gangl. stellat., welche zeigen.

---

[1] Dass die Keferstein'sche Eintheilung der Dekapoden (Klassen und Ordnung. etc. p. 1438) in Calciphora (Spirula, Sepia und die fossilen Verwandten) und Chondrophora (alle übrigen) allen Thatsachen der vergleichenden Anatomie widerspricht, braucht nach Obigem nicht noch besonders erörtert zu werden.

[2] Graphisch also etwa so:



dass der Weg, der von der zwischen Loligo und Sepia stehenden Stammform bis Sepiola zurückgelegt worden ist, ein sehr langer gewesen sein muss.

Über Cranchia irgend ein Urtheil abzugeben, ist bei der mangelhaften Kenntnis ihrer Anatomie zur Zeit noch unmöglich; kann man doch kaum mit Sicherheit sagen, ob Cranchia ein echter Myopside ist, in welche Gruppe sie dem Bau ihrer Augen nach gehört. Ich glaube, aus der Kopfnackenverwachsung schließen zu dürfen, dass wir es hier mit einer hoch differenzirten Form zu thun haben werden.

Ich wende mich jetzt zu dem schwierigsten Problem der ganzen Dibranchiaten-Phylogenie, dem Verhältnis der Octopoden zu den beiden anderen Gruppen. Wie schon zu wiederholten Malen bemerkt wurde und die anatomische Betrachtung fast für jedes Organ von Neuem bewies, bilden die Octopoden eine fest in sich abgeschlossene Gruppe, die von den Dekapoden durch eine weite, durch kein Bindeglied überbrückte Kluft getrennt wird. Zwar scheint bei oberflächlicher Betrachtung ein solches sich in dem merkwürdigen Cirrhoteuthis darzubieten, allein ich bin zum Glück schon durch die ersten Untersucher Reinhardt und Prosch der Mühe überhoben worden, die Octopodennatur des Cirrhoteuthis klar zu legen (Reinhardt og Prosch, l. c. pag. 31 sqq., dessen scheinbare Dekapoden-Ähnlichkeiten Flossen, innere Schale, Verlust eines Eileiters) in keinem Falle auf wirklicher Verwandtschaft beruhen. Früher glaubte ich gefunden zu haben (Brock, Verwandtschaftsverh. etc. pag. 10, 11), dass sich die Philonexiden in schlitzförmigen Harnsackmündungen und einfachen Armnervenkommissuren an die Ögopsiden anschlössen, aber diese Beobachtungen haben sich als irrthümliche erwiesen und der vermeintliche Anknüpfungspunkt muss damit wieder fallen gelassen werden. So ist also die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der Octopoden zu den Dekapoden noch immer eine offene.

Die hohe und dabei so außerordentlich eigenartige Organisation der Octopoden lässt mit Sicherheit auf eine sehr lange isolirte Entwicklung, also auf eine verhältnismäßig frühe Abzweigung schließen, und darum ist es in der That von vorn herein äußerst unwahrscheinlich, dass dieselbe von dem jüngeren Dekapoden-Phylum, den Myopsiden stattgefunden hat. In der That lässt sich auch, um es kurz zu sagen, kaum eine verwandtschaftliche Beziehung der Octopoden

zu den Myopsiden herausfinden, die nicht eben so gut zwischen ihnen und den Ögopsiden bestände [1], wogegen eine Annäherung an die Ögopsiden in mehreren bedeutsamen Punkten — Duplicität der Eileiter, einfache Eileiterdrüse von Argonauta, Radula, Spiralmagen — unstreitig gegeben ist, in denen sie zu den Myopsiden vermisst wird. Wir sind also hier auf einer Spur, die weiter verfolgt zu werden verdient, und zu diesem Zweck ist zunächst die Frage zu beantworten, ob unter den Ögopsiden eine größere Verwandtschaft der Octopoden zu einer der beiden Gruppen, der Ommastrephes und Loligopsis-Gruppe, als zur anderen sich nachweisen lässt. Ein Vergleich mit den Ommastrephes-Arten, eben so wie mit Onychoteuthis lehrt nun, dass außer den vorhin angegebenen Ögopsiden-Ähnlichkeiten weitere Beziehungen nicht zu finden sind, während die Loligopsis-Gruppe und zwar gerade in einigen der Eigenthümlichkeiten, welche sie scharf von der Ommastrephes-Gruppe scheiden, zu einer Annäherung in der That die Hand zu bieten scheint. Erstens nämlich ist hervorzuheben, dass einige der wichtigsten Octopoden-Eigenthümlichkeiten hier einzig und allein unter den Dekapoden vertreten sind, nämlich der Mangel einer Trichterklappe (Chiroteuthis, Loligopsis, Owenia), die Anwesenheit einer wohlentwickelten Milz (Enoploteuthis, Chiroteuthis) und der rudimentäre Mantelschließapparat (Loligopsis); dann aber ist vor allen Dingen die sehr hohe Ähnlichkeit zu beachten, welche zwischen dem ♀ Geschlechtsapparat von Enoploteuthis und dem von Argonauta besteht und welche bei den übrigen Loligopsiden nur durch den Ausfall eines Eileiters etwas verwischt wird. Der einzige Unterschied zwischen beiden ist eigentlich nur der, dass bei Argonauta die Eileiterdrüse sich nicht am Ausgang des Eileiters befindet, sondern dem Eierstock sehr genähert ist und dass letzterer einen dünnhäutigen Sack bildet, während er bei Enoploteuthis nach Dekapoden-Art keine eigenen Wände besitzt. Sonst stimmt aber in den Grundzügen Alles überein und besonders ist es der Mangel der Nidamentaldrüsen, welcher Enoploteuthis und Verwandte eben so sehr den Octopoden nähert, als sie in diesem Merkmal scharf von allen übrigen Dekapoden geschieden sind.

Aber vielleicht können wir der Beziehungen noch mehr finden.

[1] Die einzige vielleicht ist die Art der Gefäßursprünge aus dem Herzen und die Ausbildung der muskulösen Leberkapsel; auch lässt sich nicht bestreiten, dass die Analanhänge der Octopoden eine größere Verwandtschaft zu Loligo und Sepia als zu sonst einer Form zeigen.

Das Genus Loligopsis wurde nämlich von LAMARCK[1] nach der Zeichnung eines achtarmigen Cephalopoden von PÉRON & LESUEUR mit der Art L. Peronii aufgestellt, und es ist merkwürdig und nur aus der sonstigen unzweifelhaften Dekapoden-Organisation zu erklären, dass, obgleich kein Beobachter je an einer Loligopsis-Art mit Sicherheit etwas von Fangarmen wahrnehmen konnte, doch fast nie daran gezweifelt worden ist, dass sie nur zufällig verloren gegangen wären. GRANT (l. c. pag. 23) fand allerdings bei Loligopsis cyclura an der Stelle, wo sonst die Tentakel sitzen, ein »small cylindrical tubercle destitute of suckers«, fügt aber hinzu: »These rudimentary tentacles about a line (!) in length . . . present no appearance of laceration«, welche Beschreibung es mir sehr zweifelhaft erscheinen lässt, ob diese Knötchen mit den Tentakeln in Wirklichkeit etwas zu thun haben, und ich glaube eher, dass GRANT bei seinem eifrigen Suchen nach Tentakelstümpfen bedeutungslosen, wenn nicht zufälligen Bildungen eine unverdiente Wichtigkeit beigelegt hat. Am meisten Gewicht lege ich aber auf das Zeugnis des gut beobachtenden VÉRANY, welcher von seinem Loligopsis Bomplandii sagt[2]: »J'ai scrupuleusement cherché les bras tentaculaires ou du moins quelques traces de ces organes, toutes mes recherches ont été infructueuses, et je puis avancer avec certitude, que cette espèce en est dépourvue[3].

---

[1] Wie ich aus GRANT, l. c. pag. 21 ersehe. An welchem Orte, vermag ich beim Mangel der geeigneten litterarischen Hilfsmittel nicht zu sagen.

[2] J. B. VÉRANY, Mémoire sur deux nouvelles espèces de Céphalopodes trouvées dans l'océan. Atti dell. acad. real. di sc. classe di sc. math. e fis. Tom. 1. ser. 2. Torino 1839 pag. 100.

[3] RATHKE (l. c. pag. 152) findet zwar bei seinem Perothis »Stummel« der Fangarme, aber diese Arbeit eines sonst so hervorragenden Beobachters ist so voll von Ungenauigkeiten, Unklarheiten und Irrthümern, dass ich in dieser Angabe keinen triftigen Gegenbeweis anerkennen kann, um so mehr, als das RATHKE'sche Genus von D'ORBIGNY (FÉRUSSAC & D'ORBIGNY, l. c. pag. 322 mit L. guttata und cyclura vereinigt wird. Sonst finde ich von echten Loligopsis bei D'ORBIGNY nur noch beschrieben L. chrysophthalmus d'Orb. (Tilesii Fér.) mit großer Octopoden-Ähnlichkeit im Habitus und acht Armen und L. Pavo (Les.) d'Orb., der allerdings zwei lange Fangarme haben soll. Letztere Angabe ist indessen auch nicht über allen Zweifel erhaben, da die Fangarme weder irgendwie beschrieben noch abgebildet werden und also vielleicht nur nach Analogie angenommen sein können: sollten sie aber doch vorhanden sein, so ist es immer noch möglich, dass L. Pavo trotz seines Loligopsis-Habitus bei näherer anatomischer Untersuchung zu Chiroteuthis zu bringen sein wird. Bekanntlich sind die Grenzen zwischen beiden Genera sehr schwankend und werden

Wie nun, wenn das Genus Loligopsis oder einige seiner Arten wirklich nur acht Arme hätten? Dürften wir hieraus eine direkte Verwandtschaft mit den Octopoden folgern oder hat die Annahme mehr Wahrscheinlichkeit, dass die Fangarme bei zwei verschiedenen Formen, die sonst gar nichts mit einander zu thun haben, bei Loligopsis und den Octopoden, zwei Mal unabhängig von einander verloren gegangen sind? Wäre nichts weiter von Loligopsis bekannt, so würden wir uns wohl zu dieser letzteren Annahme entschließen müssen, aber die sonstigen Octopoden-Eigenthümlichkeiten, die wir theils hier (Mangel der Trichterklappe), theils bei den nächsten Verwandten, die bei der mangelhaften Kenntnis der Anatomie von Loligopsis mit herangezogen werden müssen, gefunden haben (Vorhandensein einer Milz, Mangel der Nidamentaldrüsen) lassen eine direkte Verwandtschaft denn doch nicht so ganz unbegründet erscheinen. Noch mehr aber würde diese Hypothese an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn wir nachweisen könnten, dass Loligopsis oder die Loligopsis-Gruppe älter, als die Ommastrephiden wäre: denn da die Organisation der Octopoden eine sehr frühe Abzweigung gebieterisch fordert, so würde ihre Ableitung von einer Dekapodengruppe, welche als

---

ganz andere, je nachdem man der Ausbildung der Fangarme oder der Schale einen größeren Werth als Genuscharakter beilegt, wobei ich glaube, dass die Achtzahl der Arme, falls sie sich bestätigt, für Loligopsis als Genuscharakter vor allen anderen entschieden den Vorzug verdient, da ein so begrenztes Genus auch habituell wohl charakterisirt wäre. Dass aber die Loligopsis-Arten mit langen Fangarmen, L. Véranyi Fér., L. vermicularis Rüpp. und L. Zygaena Vér. überhaupt generisch als Chiroteuthis abgetrennt werden müssen, ist unumgänglich nothwendig; denn abgesehen von den Unterschieden in den Armen besitzt Chiroteuthis einen wohl entwickelten knorpligen Mantel- und Nackenschließapparat, Loligopsis dagegen einen rudimentären Mantel- und gar keinen Nackenschließapparat, dafür aber seitliche Verwachsungen des Trichters mit dem Kopf. Allerdings zeigt wieder die Schale von L. Bomplandii Vér. wenig Ähnlichkeit mit der durch einen echten Phragmoconus charakterisirten von L. guttata und nähert sich dafür außerordentlich der Schale von Chiroteuthis Véranyi, in welches Genus D'ORBIGNY L. Bomplandii darum auch eingereiht hat, aber ich habe schon vorhin mich dahin geäußert, dass die Schale hier hinter den anderen Charakteren zurücktreten muss. In derselben kleinen Abhandlung beschreibt z. B. VÉRANY einen unzweifelhaften Onychoteuthis, O. Morisonii, der keinen Phragmoconus, wie O. Lichtensteinii besitzt. Wollte man aber durchaus die Dignität der Schale als Genuscharakter retten, so müsste man noch mehr generische Trennungen vornehmen, in welcher Frage indessen nur eine nähere anatomische Kenntnis der hierher gehörigen Formen zu einer richtigen Entscheidung führen kann. — Über Véranya und die Anzahl ihrer Arme siehe pag. 277.

solche schon höher differenzirt wäre, als eine andere, wenig glaubhaft erscheinen. Leider lässt uns die Anatomie in dieser Frage noch ganz im Stich. Im Besitz der Urform des Gangl. stellat. und einer Schale mit Phragmoconus zeigt sich Loligopsis allerdings als alte Form und auch der Verlust der Nidamentaldrüsen und der Trichterklappe würden seine Stellung zu den Octopoden nicht beeinträchtigen, denn es sind dies gegen die Ur-Dibranchiaten zwar schon Differenzirungen, aber nur solche, welche von den Stamm-Eltern der Octopoden doch einmal erworben werden mussten. Viel bedenklicher dagegen sind die noch höheren Differenzirungen, welche von den nächsten Verwandten von Loligopsis stellenweise gegen Ommastrephes erreicht werden (Verlust eines Eileiters bei Chiroteuthis und Owenia); aber diese Eigenthümlichkeiten können nicht ohne Weiteres für den Platz maßgebend sein, den wir Loligopsis anzuweisen haben, da er zu seinen (jetzt noch!) nächsten Verwandten etwa in dem Verhältnis, wie Ommastrephes sagittatus zu Loligo stehen kann Außerdem tritt aber für ein höheres Alter von Loligopsis auch die Entwicklungsgeschichte ein.

Unzweifelhaft vertritt nämlich der Grenacher'sche Cephalopode durch den Mangel eines äußeren Dottersackes einen niedrigeren entwicklungsgeschichtlichen und, was damit zusammenfällt, auch einen niedrigeren phylogenetischen Typus, und es würde daher, könnten wir seine Zugehörigkeit zu einer bestimmten Art ermitteln, für die Beurtheilung ihrer phylogenetischen Stellung ein nicht zu unterschätzendes Moment gegeben sein. Dass dieser Cephalopode ein Ögopside ist, hat schon Grenacher sehr wahrscheinlich gemacht; dass er kein Ommastrephes (und also auch wohl kein Onychoteuthis) sein kann, geht aus der durch Kölliker und Ussow bekannten Entwicklungsgeschichte des Ommastreph. sagittatus hervor, dem der äußere Dottersack keineswegs mangelt. Es bleibt also die Loligopsis-Gruppe.

Nun hat es Grenacher schon selbst nicht ohne Verwunderung mehrfach hervorgehoben, dass bis zum Ende seiner Beobachtungen, wo das Thier schon recht weit entwickelt war, noch keine Spur eines fünften Armpaares sich zeigte. Da sonst die Anlage der Arme sehr rasch auf einander folgen und dieselben bei Sepia z. B. mit dem Mantel zu den am frühesten auftretenden Organen gehören, so ist es für mich wenigstens viel wahrscheinlicher, dass der Grenacher'sche Cephalopode überhaupt nur acht Arme hatte, also ein Loligopsis oder eine Loligopsis verwandte Form war, als dass

so spät noch ein fünftes Armpaar angelegt werden sollte. Freilich lässt sich sonst nicht viel für diese Vermuthung vorbringen, da bei allen sonst noch auffindbaren Übereinstimmungen mir mit Recht entgegengehalten werden kann, dass vom Embryo bis zum verwachsenen Thier noch ein weiter Weg ist und man nicht wissen kann, was von den beobachteten Eigenthümlichkeiten sich auch noch beim Erwachsenen findet. Indessen lohnt es sich doch, sie wenigstens anzuführen. So spricht Grenacher mehrmals von den außerordentlich hervorspringenden, fast gestielten Augen seines Embryo (z. B. l. c. p. 433), was bei Loligopsis sehr auffallend sein muss, da es ausnahmslos alle Beobachter (Rathke, Grant, Vérany) erwähnen[1]; so war das dritte Armpaar auffallend länger, als die anderen (l. c. pag. 434), was wieder bei Loligopsis guttata (Grant, l. c. pag. 23) sehr gut passt, und die Stellung und Form der Saugnäpfe und Flossen stehen wenigstens nicht mit meiner Diagnose in Widerspruch, wenn sie sich auch eben so gut auf manche andere Art deuten ließen. Die embryonale Radula, welche Grenacher abbildet (l. c. Taf. XLII, Fig. 39, 40), ist viel zu unentwickelt, um ein sicheres Urtheil zu gestatten, und weder von Loligopsis noch von einem seiner nächsten Verwandten mit Ausnahme von Enoploteuthis die Radula überhaupt bekannt; aber ich möchte doch darauf hinweisen, dass die Mittelplatte, während sie sonst im Habitus mehr Onychoteuthis ähnelt, unter allen auf ihre Radula bekannten Ögopsiden nur noch mit Enoploteuthis darin übereinstimmt, dass sie keine Seitenzähne entwickelt hat. Direkt gegen Loligopsis würde eigentlich nur die Größe des Laichs sprechen, der für alle bekannten Loligopsis-Arten unverhältnismäßige Dimensionen besaß; aber es braucht sich ja nicht um eine der bekannten Loligopsis-Arten oder überhaupt um eine schon bekannte Art zu handeln, ich behaupte eben nichts weiter, als dass der Grenacher'sche

---

[1] Besonders vorspringende, fast gestielte Augen hat Loligopsis Pavo (Férussac & d'Orbigny, l. c. Atlas, Loligopsis, Pl. IV, Fig. 1, 2) und da er außerdem der größte bekannte Loligopsis ist (Körperlänge des einen Exemplars 273 mm, — ein wegen der Größe des Laichs nicht unwichtiger Umstand — und Madeira zu den wenigen Orten gehört, wo er bisher gefunden wurde, so möchte ich bei einer näheren Bestimmung des Grenacher'schen Cephalopoden zunächst an ihn denken, wenn nicht diese Art angeblich wenigstens Fangarme besäße.

Auch die Verwandten von Loligopsis zeigen die vorspringenden Augen. Owenia megalops hat ihren Namen von diesem Merkmal, von Véranya erwähnt es Vérany (Mollusq. méd. etc. pag. 86), und bei manchen Chiroteuthis-Arten muss dieser Charakter sogar sehr auffallend sein, wie ein Blick auf die Abbildung von Ch. zygaena bei Vérany (ibid. Pl. XL, Fig. C) lehrt.

Cephalopode, wenn er kein Loligopsis selbst ist, doch jedenfalls einer nahe verwandten Art angehören muss.

Mögen wir uns aber auch durch diese Hypothese bestimmen lassen, Loligopsis ein hohes Alter selbst unter den Ögopsiden zuzuerkennen, so ist nicht nur für seine nächsten Verwandten damit gar nichts gewonnen, weil wir den Grad ihrer Verwandtschaft nicht kennen, sondern dieser primitivere Entwicklungsmodus bietet uns auch für Loligopsis kein Mittel, über seine Verwandtschaft mit der Ommastrephes-Gruppe irgend welche näheren Angaben zu machen. Wir müssen uns mit dem Resultat begnügen, dass wir aus Mangel anatomischer Kenntnis der Loligopsiden das genealogische Verhältnis beider Gruppen der Ögopsiden zu einander nicht bestimmen können, und dass, wenn auch Loligopsis eine alte Form zu sein scheint, seine nächsten Verwandten neben sehr alten Einrichtungen (Muskelsystem bei Enoploteuth., Form des Gangl. stellat. etc.) Verhältnisse zur Schau tragen, welche schon als Differenzirungen gelten müssen (Verlust eines Eileiters etc.), während Ommastrephes und Onychoteuthis zwar in einigen Punkten (Muskelsystem etc.[1]) jedenfalls höher differenzirt sind, in den meisten anderen dagegen sich primitiver zeigen. Da nun auch Onychoteuthis in vielen Punkten einen so ausgezeichneten Übergang zwischen Ommastrephes und Enoploteuthis bildet[2], so scheint es auf den ersten Blick sehr nahe zu liegen, die Loligopsis-Gruppe durch Onychoteuthis und Enoploteuthis hindurch von Ommastrephes-ähnlichen Formen abzuleiten. Dem stehen aber nicht nur die Resultate der Ontogenie, sondern auch die unzweifelhaft vorhandene Verwandtschaft mit den Octopoden entgegen, und wenn nicht etwa erwiesen werden sollte, dass die Verwandtschaft von Loligopsis mit Enoploteuth., Chiroteuth. etc. eine weit fernere ist, als man augenblicklich annehmen muss[3], oder dass der Grenacher'sche Cephalopode doch kein Loligopsis oder Verwandter ist, sind diese Bedenken kräftig genug, um die Frage nach der Verwandtschaft der Ommastrephes- und Loligopsis-Gruppe noch in suspenso zu lassen.

Diese empfindliche Lücke unseres Wissens legt indessen der näheren Verfolgung des Octopodenstammbaumes vor der Hand wenigstens noch keine Hindernisse in den Weg. Wir haben gefunden, dass eine Reihe von bedeutsamen Eigenthümlichkeiten der Organisa-

[1] Vgl. bei diesen Erörterungen Tabelle I pag. 261.

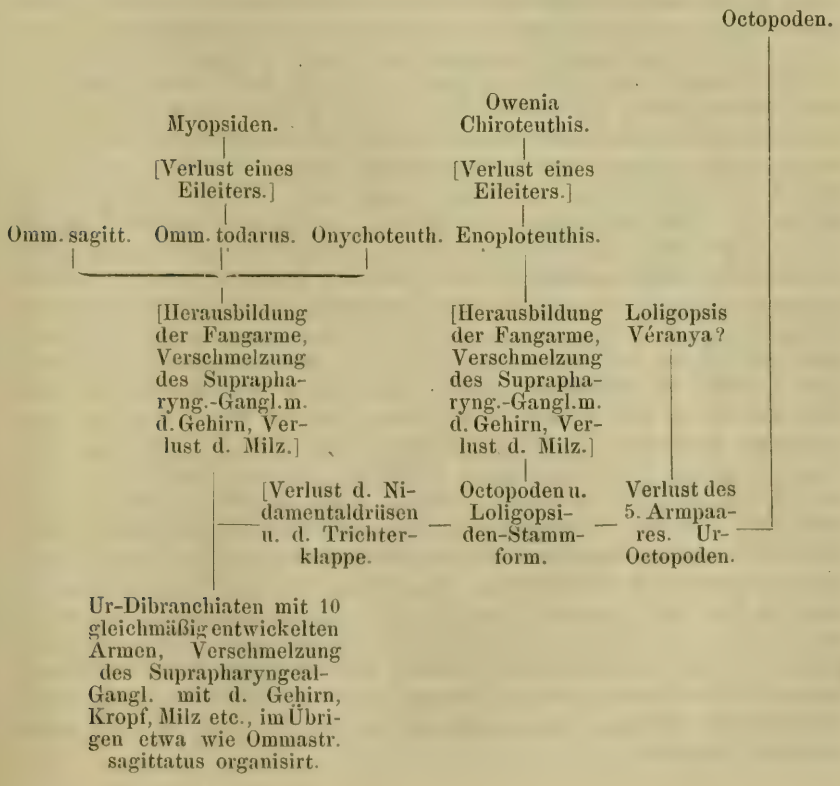
[2] Vgl. Tabelle II, pag. 262.

[3] Was ich zu glauben geneigt bin. Nur die genaue Anatomie einer Loligopsis-Art wird diese Frage lösen können.

tion den Octopoden und der Loligopsis-Gruppe gemeinsam sind; immerhin zeigen aber Loligopsis und Verwandte trotz der acht Arme des ersteren Genus den Dekapodentypus schon so ausgeprägt, dass es schon desshalb viel wahrscheinlicher ist, die Octopoden nicht direkt von dieser Gruppe abzuleiten, sondern in den gleichen Organisationsverhältnissen nur die Erinnerung an einen gemeinschaftlichen Ausgangspunkt beider Gruppen zu sehen. Diese Auffassung erlangt auch durch die Betrachtung einiger anderer Eigenthümlichkeiten eine wesentliche Stütze. Schon v. Ihering (l. c. pag. 261) hat darauf aufmerksam gemacht, dass sich die Verschmelzung des Supraphayngeal-Ganglions mit dem Gehirn nur äußerst gezwungen als späterer Erwerb auffassen lässt, vielmehr das primäre Verhalten bildet, das eigenthümlicherweise nur diese höchst differenzirte Gruppe bewahrt hat. Ich kann dazu noch den Kropf fügen, von dem ich es nach der Art seiner phylogenetischen Entwicklung in der Octopodenreihe wahrscheinlich zu machen gesucht habe, dass er als uraltes Erbstück aufgefasst werden muss, und endlich ist auch die von Vigelius zuerst hervorgehobene Übereinstimmung zwischen Nautilus und den Octopoden im Besitz von Kommunikationen zwischen dem Venensystem und der Leibeshöhle als direkte Homologie zu deuten. Sind aber diese Behauptungen begründet, so müssen alle drei Eigenthümlichkeiten erst sekundär von den Dekapoden verloren worden sein und die Stelle, wo die Octopoden sich vom Dekapodenstamm abzweigten, muss bis auf Formen zurückgeschoben werden, die alle drei noch besaßen. Die Ur-Dibranchiaten spalteten sich daher wohl schon sehr früh in zwei Linien, die Ommastrephiden und die gemeinsamen Stammeltern der Octopoden und der Loligopsis-Gruppe.

Bis zu diesem Punkte haben wir bei unseren Spekulationen noch einigermaßen sicheren Boden unter den Füßen, er schwindet aber, sobald wir die Genealogie der einzelnen Formen der Loligopsis-Gruppe näher zu ergründen versuchen. Ich will mich darum auch ganz kurz fassen. Die Ur-Dibranchiaten besaßen also von Merkmalen, welche jetzt nur noch von den Octopoden, theilweise auch vom Nautilus bekannt sind, die noch bestehende Verschmelzung des Supraphayngealganglions mit dem Gehirn, den Kropf und die Venenkommunikationen, worin sie sich also von allen lebenden Dekapoden, so weit bekannt, unterschieden. Nehmen wir nun an, dass die Ur-Dibranchiaten in die Ommastrephiden und die gemeinschaftlichen Stammformen der Loligopsiden und Octopoden aus einander gingen, so müssten entweder die erwähnten Eigenthümlichkeiten

bei den Loligopsiden sich noch finden, was nicht ganz unmöglich, aber nach der Anatomie von Enoploteuthis höchst unwahrscheinlich ist, oder sie müssten mindestens zweimal, von den Ommastrephiden und den Loligopsiden unbhängig von einander verloren worden sein. Diese Annahme ist ja an sich nicht unbedenklich, aber wir können uns doch um so eher dazu entschließen, als, wie wir später sehen werden, gewichtige Gründe sich dafür beibringen lassen, dass auch die Fangarme von beiden Gruppen unabhängig von einander aus indifferenten Armen entwickelt worden sind. Im Übrigen wäre es bei dem Mangel jeglicher sicheren anatomischen Basis ein höchst unfruchtbares Beginnen, alle etwa sich darbietenden Möglichkeiten weiterer Verwandtschaftsverhältnisse in eingehender Weise erörtern zu wollen, und ich begnüge mich daher, die Ansicht von der Sache, die mir persönlich am meisten zusagt, ganz kurz in Stammbaumform hier folgen zu lassen, wobei ich die hauptsächlichsten Differenzirungen, welche die phylogenetische Entwicklung von einer Form zur anderen erreicht hat, zwischen beide in Klammern eingeschaltet habe.



Ich kann aber nicht nachdrücklich genug hervorheben, dass es sich um nichts weiter, als den Ausdruck einer persönlichen Meinung handelt, welche ein einziges neues anatomisches Faktum ändern kann. Vielleicht wird diese Genealogie der augenblicklich bekannten Summe anatomischer Thatsachen noch am meisten gerecht, ich verhehle mir indessen keineswegs, dass schon jetzt nicht leicht zu entkräftende Bedenken gegen sie geltend gemacht werden können, wie z. B. Onychoteuthis von Enoploteuthis ungebührlich weit entfernt steht. So lange aber unsere Kenntnisse von einer Gruppe so beschränkte sind, dass eine genealogische Klassificirung derselben ganz verschieden ausfällt, je nachdem dabei auf das Verhalten des einen oder des anderen Organsystems ein größerer Nachdruck gelegt wird, darf ein solcher Stammbaum kaum den Werth einer Hypothese beanspruchen und ist nur in so fern von Nutzen, als er weiteren Forschungen von vorn herein eine bestimmtere Fragestellung ermöglicht[1].

[1] Noch einige Worte über Véranya dürften hier am Platze sein. Bei Véranya wurden von ihren Entdeckern Rüppell und Krohn nur acht Arme gefunden, das Thier desshalb auch Octopodoteuthis genannt, und Hr. Prof. Carus hatte die Güte, mir persönlich mitzutheilen, dass ein in seinem Besitz befindliches vollkommen unversehrtes Exemplar nur acht Arme besitzt. Nach Véranv (Mollusq. méd. pag. 88) beobachtete aber Krohn in Messina zwei ganz junge Exemplare, von denen das eine Spuren von Tentakeln, das andere dieselben unverletzt zeigte, und Véranv schließt daraus, »que les bras sont caduques à un certain âge et ne laissent aucune trace de leur existence«. Die Richtigkeit dieser interessanten Beobachtung vorausgesetzt, könnte in ihr bis zu einem gewissen Grade ein Beweis für die später auf anderem Wege abzuleitende Behauptung gefunden werden, dass die Octopoden aus den ältesten mit zehn gleichmäßigen oder annähernd gleichmäßigen Armen versehenen Dibranchiaten durch Verlust von zweien sich entwickelt haben müssen. Die Fangarme sind nämlich bei Véranya sogar kürzer, als das zweite Armpaar und auch sonst in nichts von den übrigen Armen unterschieden, verdienen also gar nicht ihren Namen, so dass Véranya viel richtiger als ein Dibranchiate mit zehn annähernd gleichmäßig entwickelten Armen aufgefasst wird. Bestätigt sich nun, wie gesagt, die Véranv'sche Behauptung, so hätte sich Véranya gerade da abgezweigt, wo das fünfte Armpaar anfing verloren zu gehen, da es wenigstens noch in der frühesten Lebensperiode existirt, und würde darin von allen lebenden Formen den ältesten Octopoden am nächsten stehen, während Loligopsis sich etwas später vom gemeinschaftlichen Stamm losgemacht hätte, da das fünfte Armpaar (wenn der Grenacher'sche Cephalopode ein Loligopsis ist!) auch ontogenetisch nicht mehr angelegt wird. Ich verlöre mich allzusehr in rein persönliche Vermuthungen, wollte ich noch länger bei diesem Gegenstande verweilen; indessen werden diese wenigen Andeutungen schon hinreichen, um zu zeigen, ein wie überreiches Feld hier noch späteren Beobachtungen offen steht.

Es bleibt allein noch an unserer Genealogie der Octopoden die Frage nach der Anzahl der Arme ihrer Stammformen, und was damit unmittelbar zusammenhängt, die Frage nach der Armzahl der Ur-Dibranchiaten überhaupt zu erledigen übrig. Hier spricht nun, um das Resultat gleich vorauszunehmen, nichts dafür, dass die Ur-Dibranchiaten etwa nur acht Arme gehabt haben sollten und die Octopoden also auch in dieser Hinsicht einen Zug der Stammeltern bewahrt hätten; es steht dem vielmehr — außer dem Verhalten von Véranya, auf welches ich aber bei der für ein so wichtiges Faktum noch nicht hinreichend sicheren Beglaubigung kein großes Gewicht legen will — der Umstand entgegen, dass in diesem Falle die Fangarme zwei Mal unabhängig von einander erworben sein müssten, zu welcher Annahme gar kein Grund vorliegt. Aber auch die Möglichkeit, dass die Ur-Dibranchiaten schon wohl entwickelte Fangarme gehabt hätten, ist von der Hand zu weisen. Wer die allmähliche Hervorbildung der Fangarme noch innerhalb der lebenden Dekapoden verfolgt, wer beachtet, wie wenig sie sich noch bei Ommastr. todarus von den sitzenden unterscheiden und wie sie ihre höchste Ausbildung — vollkommene Retraktilität — erst bei den Myopsiden erreichen, wer endlich sich erinnert, dass sie auch ontogenetisch vollkommen wie die übrigen Arme angelegt werden, kann die Vorstellung nicht von der Hand weisen, dass die Ur-Dibranchiaten zehn gleichmäßig entwickelte Arme besaßen, von denen die Octopoden sich zweier entäußerten, die Dekapoden zwei zu Fangarmen weiter entwickelten. Diese Annahme stimmt nicht nur mit den paläontologischen Befunden, so weit dies überhaupt möglich ist, überein, sondern sie ist auch die einzige, welche sich mit der auf vergleichend anatomischem Wege erschlossenen Verwandtschaft der Octopoden mit den Loligopsiden befriedigend vereinigen lässt. Geben wir nämlich nicht nur den Ur-Dibranchiaten, sondern auch noch den gemeinsamen Stammformen der Octopoden und Loligopsiden zehn gleichmäßig entwickelte Arme, so haben wir nur anzunehmen, dass die Octopoden und Loligopsis davon zwei verloren, während Enoploteuthis, Chiroteuthis, Owenia etc. zwei zu Fangarmen entwickelten. Dass in diesem Falle die Ausbildung von zwei indifferenten Armen zu Fangarmen zweimal unabhängig von einander stattgefunden haben muss (Chiroteuthis, Enoploteuth. — Ommastr., Onychoteuth.), unterliegt bei dem physiologisch hohen Werth, den die Fangarme für eine pelagische Lebensweise besitzen, keinem Bedenken, und wir können uns um so eher zu dieser Annahme be-

quemen, als die beiden anderen Möglichkeiten, die einer achtarmigen Dibranchiatenstammform und die einer zehnarmigen mit wohl entwickelten Fangarmen beide zu viel unwahrscheinlicheren Konsequenzen führen. Geben wir nämlich den Ur-Dibranchiaten nur acht Arme, so müsste sogar die vollständige Neuerwerbung von Fangarmen zwei Mal unabhängig von einander stattgefunden haben — ein großer Unterschied gegen die Hervorbildung von Fangarmen aus indifferenten Zuständen und sehr viel unwahrscheinlicher; geben wir dagegen den Ur-Dibranchiaten wohlentwickelte Fangarme, so müssten die Stammformen der Octopoden das fünfte Armpaar nicht in indifferentem Zustande, sondern in ihrer höheren Ausbildung als Fangarme verloren haben: eine Annahme, zu der man sich auch nicht ohne Noth entschließen wird.

Wir werden daher gut thun, zu unserer ersten Hypothese zurückzukehren, welche die einzige ist, die auch aus den paläontologischen Befunden etwas an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Während sich nämlich, so weit mir die einschlägige Litteratur bekannt ist, nirgends bei fossilen Dibranchiaten mit erhaltenen Resten von Weichtheilen sich mit Sicherheit etwas von Fangarmen nachweisen lässt, zeigen mehrere der am besten erhaltenen Abdrücke ganz deutlich zehn gleichmäßig entwickelte Arme. So z. B. der bekannte Acanthoteuthis-Abdruck, von dem Mantell[1] eine Abbildung gegeben hat, obgleich Mantell selbst von »tentacles« spricht, ferner Acanthoteuthis Férussacii Wagn.[2], Belemnites Owenii[3] etc. Ich selbst hatte durch die Güte des Hern. Prof. Dames Gelegenheit, im Berliner mineralogischen Museum einen Acanthoteuthis-Abdruck zu sehen, bei dem es keinem Zweifel unterlag, dass die zehn Arme gleich oder doch annähernd gleich lang waren.

Im Übrigen besaßen die ältesten Octopoden, wie aus dem Verhalten von Cirrhoteuthis und dem Auftreten einer Schalengrube in der Ontogenie von Argonauta, die nachher wieder verschwindet, hervorgeht, eine innere Kalk- oder Hornschale, wie wir uns ihre Stammformen überhaupt als den typischen Ögopsiden in ihrer Organisation noch sehr nahe stehend zu denken haben. Von diesen hypothetischen Vorfahren bis zu den jetzt lebenden Vertretern der Gruppe ist freilich eine weite, bis jetzt noch durch nichts ausgefüllte

[1] Mantell, A few notes on the structure of the Belemnite. Ann. mag. nat. hist. ser. 2. vol. X. 1852. pag. 18.

[2] Quenstädt, Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Abth. 1. Band. Cephalopoden. Tübingen 1849. pag. 524.

[3] Owen, Philosoph. Transact. 1844. Part. I Pl. V.

Kluft; aber abgesehen von der Möglichkeit, dass Bindeglieder sich noch finden lassen werden, dürfte vielleicht schon eine genauere Kenntnis der Anatomie von Loligopsis, Véranya etc., über manche Züge der Octopodenanatomie Licht verbreiten, die jetzt unverständlich und ohne nähere Beziehungen zu den Dekapoden erscheinen. Beschränken wir uns aber allein auf die lebenden Formen, so finden wir hier so klar ausgeprägte Verwandtschaftsverhältnisse, wie nirgends sonst bei den Dibranchiaten. In fast allen Organsystemen setzen die Differenzirungsreihen bei Argonauta ein und laufen durch die Tremoctopus-Arten zu Octopus und Eledone hin; ein Blick auf die folgende Tabelle, in welcher die wichtigeren von ihnen noch einmal kurz zusammengefasst sind, wird die Octopodengenealogie klarer vor Augen führen, als lange Erörterungen es vermöchten.

(Tabelle IV s. umstehend.)

Eine Durchsicht dieser Tabelle lehrt nun sofort, dass die Philonexiden und die Octopodiden zwei wohl charakterisirte Familien sind, die erste auf einer niedrigeren, die zweite auf einer höheren phylogenetischen Stufe stehend. Beide werden bis zu einem gewissen Grade durch Tr. catenulatus mit einander verbunden, welcher die meisten Eigenthümlichkeiten mit den Philonexiden theilt, daher auch im Ganzen dieser Familie zuzurechnen ist, aber im Muskelsystem sich auffallend der höheren Familie nähert[1]. Von den übrigen Tremoctopus-Arten schließt sich Tremoctop. Carenae fast ganz an Argonauta an und ist weit getrennt von Tr. violaceus, der in den meisten Punkten eine Weiterentwicklung zeigt, seinerseits aber am meisten mit Tremoct. catenulat. übereinstimmt. Es könnte unter solchen Umständen geboten erscheinen, Tremoct. Carenae von den beiden anderen Arten generisch zu trennen und für ihn etwa den älteren D'Orbigny'schen Namen Philonexis wiederherzustellen; aber ich ziehe es vor, vorläufig noch Alles beim Alten zu lassen, da bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse jede Neuerung in der sytematischen Begrenzung der hierher gehörigen Genera doch nur Aussicht auf ephemere Geltung haben würde. Man bedenke nur, dass wir von Tremoct. Carenae das ♀ und von Tremoct. catenulat. das ♂ noch gar nicht kennen und das ♂ von Argonauta und Tremoct. violaceus wenigstens anatomisch noch nicht, dass ferner viele der

[1] Eine Vergleichung der Daten dieser Tabelle wird auch genügen, um die von Steenstrup (Vidensk. Meddelels. etc. 1860 pag. 333) aufgestellte Behauptung, dass Tremoct. catenulatus das ♀ von Tremoct. Carenae ist, zu widerlegen. Auch die Radulae beider Arten stimmen nicht zusammen.

Tabelle IV.

Argonauta.	Tremoctop. Carenae.	Trem. violaceus.	Trem. catenulatus.	Octopus.	Eledone.
1. Muskulöse Kopfnackenverbindung fehlt, dafür eine besondere entwickelt.	Typische muskulöse Kopfnackenverbindung vorhanden, aber schwach.	Wie bei Tr. Carenae, aber stärker.	Eben so, aber noch stärker.	Sehr stark entwickelt, hat auch Bündel ventralwärts von den Augen.	
2. Mantelschließapparat am Mantel nicht mehr knorplig, sonst noch gut entwickelt.	Wie Argonauta.	Knorpel ganz verschwunden, Gelenk rudimentär.	Wie Argonauta.	Mantelschließapparat vollkommen verschwunden.	Wie Octopus.
3. M. adduct infundbl. inf. lat. vom unteren Augenrand entspringend.	Wie Argonauta.	Ursprung auf den äußeren Augenrand verlegt.	Wie Tr. violaceus.	Die Ursprünge beider Muskeln treffen sich in der dorsalen Mittellinie.	Wie Octopus.
4. M. adduct pall. med. noch schwach, größtentheils häutig, noch nicht mit dem Diaphragma verwachsen.	Wie Argonauta.	Stärker, aber noch nicht mit Diaphragma verwachsen.	Noch stärker und dorsal mit Diaphragma verwachsen.	Eben so, aber noch stärker.	Wie bei Octopus, aber vielleicht noch stärker entwickelt.

5. Wassergefäßsystem fehlend (?).	Wie Argonauta.	Wassergefäßsystem in typischer Ausbildung vorhanden; aber die Wasserkanäle begleiten beim ♀ nicht die Eileiter und die Kapseln der Kiemenherzanhänge sind weit und dünnhäutig.	Wie Trem. violaceus.	Die Wasserkanäle laufen beim ♀ mit den Eileitern zusammen; die Kapseln der Kiemenherzanhänge sind eng und fleischig verdickt.	Wie Octopus.
6. Die Kiemenherzen sind nicht von der Haut des Eingeweidesackes überzogen.	Wie Argonauta.	Die Kiemenherzen liegen innerhalb der Haut des Eingeweidesackes in einer besonderen Kapsel.	Wie Trem. violac.	Wie Trem. viol.	Wie Trem. viol.
7. Die Harnsackpapillen sind häutig.	Wie Argonauta.	Wie Argonauta.	Wie Argonauta.	Die Harnsackpapillen sind fleischig verdickt.	Wie Octopus.
8. Kropf bis zum Magen an Weite gleichbleibend.	Wie Argonauta.	Wie Argonauta.	Wie Argonauta.	Kropf bis zum Magen allmählich an Weite abnehmend.	Wie Octopus.
9. Eileiter sehr lang, nur eine einfache, dem Eierstock sehr genäherte Eileiterdrüse.	?	Wie Argonauta, aber am oberen Ende des Eileiters ist eine zweite Drüse aufgetreten.	Wie Argonauta?	Eileiter verkürzt, Eileiterdrüsen äußerlich zu einer einzigen vereinigt.	Eier, jedes mit besonderem Stiele von der Eierstockswand entspringend, sonst wie Octopus.

kleinen Octopus-Species bei anatomischer Untersuchung sich als Philonexiden entpuppen werden, und man wird obigen Ausspruch gewiss nicht unbegründet finden. Argonauta kennzeichnet sich im Bau der ♀ Geschlechtsorgane und der allein hier noch fehlenden typischen Kopfnackenverbindung als der niedrigste Octopode von dem wir Kunde besitzen, Argonauta muss zugleich aber auch in der Nackenmuskulatur, der sehr reducirten Radula und der eigenthümlichen Schale des ♀ als aberrant bezeichnet werden. Eledone endlich stimmt in weitaus den meisten Punkten mit Octopus überein, geht aber in der Entwicklung des mittleren Mantelschließers und der Anheftungsweise der Eier an der Eierstockswand in der Differenzirung noch über ihn hinaus und bildet so, wie Argonauta den Anfang, das Endglied der ganzen Reihe.

Cirrhoteuthis erfordert eine gesonderte Besprechung. Diese Form hat sich jedenfalls sehr früh vom Octopodenstamm losgemacht, wie die Beibehaltung der Schale und der Flossen, der Mangel des Mantelschließers, welcher nicht etwa verloren ging, sondern nie erworben wurde, die Form des Gangl. stellat. und der Armnervenkommissur in diesem Sinne gedeutet werden muss. In der nach seiner Abzweigung erfolgten Weiterentwicklung ist als funktioneller Ersatz für den Mantelschließer und die wohl selbständig verlorenen Schließapparate eine eigenthümliche Verwachsung des Trichters mit dem Mantel eingetreten, dabei aber eine Reihe nicht unwichtiger Organe, nämlich Kropf, ein Eileiter, Tintenbeutel (?) und obere Speicheldrüsen verloren worden. Cirrhoteuthis weicht also von allen bekannten Octopoden in vielen und wichtigen Organisationsverhältnissen so weit ab, dass es nicht nur gerechtfertigt, sondern sogar geboten erscheint, ihn als Repräsentanten einer dritten Familie den beiden anderen gegenüber zu stellen[1].

[1] Eine systematische Anordnung der Octopoden würde in ihren Hauptzügen also etwa folgendermaßen ausfallen:

I Cirrhoteuthidae
  Cirrhoteuthis
II Philonexidae
  a) Philonexidae s. str.
    Argonauta
    Philonexis Carenae
  b) Tremoctopodidae
    Tremoctopus (violaceus, catenulat.)
III Octopodidae
    Octopus
    Eledone.

Die vergleichend anatomische Betrachtung hätte damit ihr Ende erreicht und es erübrigt nur noch, auch die Resultate der Paläontologie einer näheren Prüfung zu unterwerfen und zuzusehen, wie sich die Ergebnisse dieser Wissenschaft zu unseren bisher auf ganz anderem Wege gefundenen Resultaten verhalten. Eine in diesem Sinne unternommene Durchmusterung der fossilen Dibranchiaten ist nun aber wenig befriedigend; denn, um es kurz zu sagen, es ist schwierig, ja fast unmöglich, sie für oder gegen irgend welche phylogenetische Betrachtungen zu verwerthen, und zwar nicht nur wegen der Lücken, welche sie augenscheinlich noch darbieten, sondern vorzüglich wegen der großen Schwierigkeit, die uns überlieferten Schalen mit lebenden Formen in nähere Beziehung zu setzen. Man überblicke eine Reihe von Schalen letzterer, man wird bald bemerken, wie auffallend wenig Ähnlichkeit bei ihnen mit ähnlichem Bau der Weichtheile zusammenfällt, ja man wird selbst zugeben müssen, dass an der Schale allein nicht einmal ein durchgreifender Unterschied zwischen Ögopsiden und Myopsiden sich aufstellen lässt. Solche Erwägungen mahnen zur größten Vorsicht bei der Beurtheilung fossiler Formen. Wäre die Einreihung der D'Orbigny'schen fossilen Ommastrephes und Enoploteuthis daher auch der Schale nach mit mehr Berechtigung geschehen, als es der Fall ist, so wäre immer noch der Zweifel geboten, ob man berechtigt ist, in diesem Falle aus gleicher Organisation der Schale auf gleiche der Weichtheile zu schließen. Indessen haben wir nicht einmal nöthig, uns mit dergleichen Bedenken aus einander zu setzen, denn es ist längst von hervorragenden Paläontologen, wie Quenstädt (l. c. pag. 497) und A. Wagner ausgesprochen worden, »dass die Verwandtschaft der fossilen Dibranchiatenschalen mit lebenden Formen in so gut wie keinem Falle näher bestimmt werden kann«[1], und nach aufmerksamer Lectüre der betreffenden Arbeiten, insbesondere der Wagner'schen, finde ich mich in keiner Weise veranlasst, diesem

Von einer Stammbaumskizze sehe ich lieber ab, da das Material noch zu gering ist, um das genealogische Verhältnis der Octopodiden zu den Philonexiden einigermaßen zu präcisiren und auch die Stellung von Argonauta ganz anders ausfällt, je nachdem man der Schale eine größere oder geringere Wichtigkeit beizulegen geneigt ist.

[1] A. Wagner, Die fossilen Überreste von nackten Tintenfischen aus dem lithographischen Schiefer und dem Lias des süddeutschen Juragebirges. Denkschrift der kgl. baier. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse VIII. Münch. 1860, pag. 751.

Ausspruch irgend wie entgegenzutreten. Können uns nun die Resultate der vergleichenden Anatomie zur Deutung der paläontologischen Befunde irgend wie behilflich sein?

An und für sich könnte man annehmen, dass die fossilen Schalen nur Ögopsiden oder nur Myopsiden angehört haben. Die vergleichende Anatomie würde gegen die erstere Annahme nichts einwenden können, sie würde aber, falls das Vorhandensein von fossilen Myopsidenschalen sicher nachgewiesen werden könnte, einen Theil der fossilen Schalen für Ögopsiden in Anspruch nehmen müssen, da die jüngere Form die mindestens gleichzeitige Existenz der Stammform nothwendigerweise fordert. Nun ist Sepia, wie wir gesehen haben, unter den lebenden Dekapoden wohl die am höchsten differenzirte Form, und wenn auch echte Sepien bis jetzt jurassisch wenigstens nicht nachgewiesen sind, so geht die Schale einer Sepia nahe verwandten Form Coccoteuthis Ow. (Trachyteuthis Mey.) in der Differenzirung sogar noch über Sepia hinaus[1], und wenn man auch im Allgemeinen aus Übereinstimmung in der Schale nicht auf analoges Verhalten der Weichtheile schließen darf, so ist es doch gewiss nicht zu kühn, aus Schalen, welche in allen wesentlichen Merkmalen eines so eigenthümlichen Baues übereinstimmen, auf Gleichheit der Thiere wenigstens in den Hauptzügen ihrer Organisation zu schließen[2]. Coccoteuthis war also vielleicht eine hoch

---

[1] Vergl. über diesen Punkt WAGNER, l. c. p. 756. — Die Berechtigung zu der Behauptung, dass die Schale von Coccoteuthis höher differenzirt ist, als die von Sepia, entnehme ich dem Umstande, dass dieselbe nichts weiter als eine reducirte Sepienschale ist, und dass, wie wir schon so oft hervorgehoben haben, die Differenzirung der Schale bei den Dibranchiaten Reduction bis zum vollständigen Verschwinden anstrebt. In der That, wollte man den Weg zwischen der Sepien- und einer einfachen Hornschale mittels stufenweiser Übergänge zurücklegen, so würde Coccoteuthis mit seinen spärlichen und nicht mehr kalkigen, sondern hornigen Lamellen die erste Stufe zu bilden haben.

[2] Hier kann mir folgender Einwand gemacht werden. Ich selbst habe im Vorhergehenden (pag. 265) zu erweisen gesucht, dass gerade der Sepienschale wegen in der geraden Entwicklungsreihe der Dekapoden gekammerte Kalkschalen angenommen werden müssten, welche in Seitenzweigen mehrfach unabhängig von einander in die einfache Hornschale übergingen. Nun könnte es ja möglich sein, dass Coccoteuthis das Anfang- oder Mittelglied eines solchen Seitenzweiges war, wie sich solche eben so gut von den Ögopsiden, wie von den Myopsiden abgelöst haben, und das Thier könnte also eben so gut etwa eine Ommastrephes, wie eine Sepia ähnliche Organisation dargeboten haben. Ein solcher Einwand setzt aber voraus, dass der Weg, der eingeschlagen wurde, um eine Belemnitenschale zu einer einfachen Hornschale zu reduciren, immer

differenzirte Sepia ähnliche Form, jedenfalls aber wohl ein Myopside, und wenn in der Differenzirungsreihe der Sepienschale wenigstens jurassische Vertreter höhere Stufen erstiegen haben, als es von lebenden bekannt ist, so liegt es doch gewiss nahe anzunehmen, dass ein Theil der uns überkommenen Hornschalen Vertretern niedrigerer Differenzirungsstufen der Myopsiden, wie unter den Lebenden Loligo und Sepioteuthis angehört hat. Die Existenz von Ögopsiden unter den einstigen Besitzern der jurassischen Schalen ist paläontologisch allerdings nicht zu beweisen; wer aber vergleichend anatomischen Gründen überhaupt ein Gewicht zuerkennt, der wird ihre Existenz schon im Jura als bewiesen annehmen, sobald ihm die der Myopsiden sicher genug verbürgt erscheint.

Noch mehr Spielraum hat die reine Hypothese bei den Octopoden. Wenn v. Ihering (l. c. pag. 275) glaubt, in den ältesten bis jetzt bekannten Octopoden, den tertiären Argonauten, wirklich ihre zeitliche Grenzmarke erblicken zu müssen, weil von den übrigen Dibranchiaten sich doch auch Abdrücke und Reste von Weichtheilen erhalten hätten, von den Octopoden aber niemals, so vergisst er, dass die Octopoden — gerade die Ontogenie von Argonauta lehrt es ja unzweifelhaft, von den vergleichend anatomischen Gründen ganz abgesehen — von Formen mit innerer Schale abgeleitet werden müssen, dass diese letzteren aber sicher nicht gleich echte Dekapoden gewesen sind. Wie es für mich feststeht, dass die ältesten Octopoden noch eine innere Schale besaßen, so muss ich eben so nachdrücklich betonen, dass die frühe Abzweigung von den Dekapoden, auf welche ihre Anatomie hinweist, einen so jungen Ursprung, wie einen tertiären im höchsten Grade unwahrscheinlich macht. Ich will gar nicht einmal dem Umstande großes Gewicht beilegen, dass sich gut erhaltene Abdrücke von Dibranchiaten finden, welche deutlich nur vier, nicht fünf Arme zeigen, weil ein so unsicherer Beweis für eine so weitgehende Behauptung gar keinen Werth hat; aber ich fühle mich nach allem Gesagten zu der Annahme gedrängt, dass ein Theil der jurassischen Schalen auch noch für die ältesten Octopoden in Anspruch zu nehmen ist und dass also höchst wahrschein-

---

derselbe gewesen ist und immer durch Sepia-ähnliche Schalenformen hindurch geführt hat, welche Annahme nicht nur durch Nichts bewiesen, sondern durch die Hornschalen der Ögopsiden mit Phragmoconus, welche einen ganz anderen Reduktionsmodus der Belemnitenschale vertreten, sogar direkt widerlegt wird. Es ist daher erlaubt, anzunehmen, dass das Thier von Coccoteuthis sich nicht allzuweit von Sepia entfernt haben wird.

lich schon im Jura alle drei Phylen der lebenden Dibranchiaten vielleicht schon in zahlreichen Vertretern existirten. Eine solche Entfaltung ist aber nicht ohne eine längere vorausgegangene Entwicklung möglich, und so ist die Annahme gerechtfertigt, dass die Dibranchiaten nicht nur bis auf die Trias, sondern viel weiter zurückgehen und sich in früheren paläontologischen Perioden aus den Tetrabranchiaten durch eine Reihe von Übergangsformen entwickelt haben, deren Schalen als solche mit Recht unter die Tetrabranchiaten eingereiht werden.

Ähnlich wie mit den fossilen Hornschalen ist es mit den Belemniten bestellt: auch hier fehlen Anknüpfungen an lebende Formen und damit die Möglichkeit einer Verwerthung in unserem Sinne fast vollständig. Da, wie schon früher aus einander gesetzt wurde, die Sepienschale nur von einer Belemnitenschale ableitbar ist, von den ältesten bekannten Stammformen (Ommastrephes) aber bis zu Sepia eine lange Entwicklung zurückgelegt werden musste, so muss ein Theil der Belemnitenschalen für die geradlinigen Ascendenten von Sepia in Anspruch genommen werden, und es hat daher sowohl unter den Myopsiden, wie Ögopsiden, wie schon früher erörtert, Formenreihen gegeben, in welchen die Belemnitenschale allmählich zur Sepienschale reducirt wurde und von welchen aus in noch schnellerer Reduktion in verschiedenen Seitenzweigen die einfache Hornschale vielleicht oftmals unabhängig von einander erreicht wurde[1]. Ein Theil der Belemnitenschalen gehörte daher wohl sicher Ögopsiden, ein Theil wahrscheinlich aber auch noch Myopsiden an; ein Rest endlich hat vielleicht ein eigenes, in den Weichtheilen eigenartig organisirtes Phylum gebildet, was natürlich aber eine reine Vermuthung bleiben muss[2].

Die Stellung des einzigen lebenden Vertreters der Tetrabranchiaten, Nautilus, zu den Dibranchiaten ist eine einfachere, als man

---

[1] Bei der Stammbaumskizze pag. 277 ist dieser Umstand mit Absicht vernachlässigt, um dieselbe nicht noch mehr zu kompliciren.

[2] Anhangsweise möchte ich hier den bekannten Weichtheilen fossiler Dibranchiaten ein neues Organ hinzufügen, die Nidamentaldrüse. Die darauf bezügliche Äußerung Quenstädt's scheint ganz übersehen worden zu sein, allein wer denkt nicht sofort an dieses Organ von so ausgezeichnet lamellärem Bau, wenn er von Loligo (?) priscus Rüpp. (Plesioteuthis prisca Wagn.) liest (Quenstädt l. c. pag. 519): »Zwischen Magen und Tintenbeutel innerhalb der Bauchhöhle erheben sich mehrere (?) unregelmäßige längliche Plättchen mit sehr regelmäßiger feiner Querstreifung, es sind die deutlichen Spuren irgend eines Eingeweides«. Quenstädt vermuthet irrigerweise die Leber darin.

denken sollte. Nautilus stimmt in einigen Punkten (Kropf, schlitzförmige Harnsackmündungen) mit niederen Dibranchiaten überein, bleibt aber in den meisten anderen Organisationsverhältnissen (Gehirn, Kopfknorpel, Trichter, Sinnesorgane etc. noch so weit hinter ihnen zurück, dass er uns ein vielfach gewiss sehr treues Bild der Formen überliefert hat, bei welchen Tetra- und Dibranchiaten aus einander gingen. Keineswegs aber ist er durchaus als typisch hierfür anzusehen: es erscheint im Gegentheil sicher, dass auch Nautilus sich vom gemeinsamen Ausgangspunkt aus weiter differenzirt hat; jedenfalls kann ich den Besitz nur eines Eileiters und nur einer Nidamentaldrüse in abweichender Lage nur in diesem Sinne auffassen. Dass von den ursprünglichen zwei Eileitern der Stammform einer verloren worden ist, unterliegt wohl keinem Zweifel; nicht so ausgemacht ist es aber, ob dies auch bei den Nidamentaldrüsen der Fall ist, ob hier eine verloren ging und die andere auf den Mantel rückte, oder ob, was schon Owen für wahrscheinlich hielt (Appendix to the narrative etc. pag. XCVIII), beide Nidamentaldrüsen in der Mittellinie mit einander verschmolzen sind. Eine genaue Untersuchung dieser Organe wird, denke ich, die Frage mit Sicherheit zu lösen vermögen.

Hiermit stehe ich am Ende meiner Aufgabe. Es wurde gezeigt, dass die Klasse der Dibranchiaten in drei anatomisch wohl begrenzte Phylen zerfällt, von denen das eine, die Ögopsiden, sich als das älteste herausstellte, während die beiden anderen, Myopsiden und Octopoden, in einem abhängigen genealogischen Verhältnis zu ihm stehen. Die Ögopsiden ließen sich wieder in zwei Gruppen, die Ommastrephiden und die Loligopsiden zerfällen, deren gegenseitiges Altersverhältnis leider noch nicht genau festgestellt werden konnte, welche aber dadurch größeres Interesse gewinnen, dass sie Beziehungen zu den beiden anderen Phylen eingehen, die über deren Genealogie Licht zu verbreiten geeignet sind. Es wurde wahrscheinlich gemacht, dass ögopsidenähnliche Formen Anfangs mit echten Belemniten-, später mit reducirteren Schalen direkt auf Sepia hinleiten, von welcher Linie die Dekapoden mit einfachen Hornschalen als unabhängige Seitenzweige zu verschiedenen Zeiten sich ablösten. Die Octopoden, das am höchsten differenzirte Phylum, dessen Organisation aber zugleich eine sehr frühe Abzweigung annehmen lässt, boten deutliche Anknüpfungspunkte zur Loligopsis-Gruppe dar, unter deren Vertretern sich ziemlich sicher achtarmige Formen (Loligopsis, Véranya) finden; es war aber bei dem unzureichenden anatomischen

Material nicht möglich, die Verwandtschaftsbeziehungen der Octopoden zu dieser Gruppe, wie zu den Ur-Dibranchiaten in genügender Weise aufzuklären und es konnte nur wahrscheinlich gemacht werden, dass die Octopoden nicht direkt von Loligopsiden abstammen, sondern beide Gruppen auf eine gemeinsame dekapode Stammform mit zehn gleichmäßig entwickelten Armen zurückzuführen sind, wie eine solche für die Ur-Dibranchiaten überhaupt angenommen werden muss.

Mit diesen in gedrängter Kürze noch einmal vorgeführten Hauptresultaten meiner Untersuchung könnte ich jetzt schließen. Ich möchte aber mein Thema nicht verlassen, ohne auf einige Punkte von allgemeinerem Interesse wenigstens hingewiesen zu haben, welche wohl zu näheren Betrachtungen über manche Seiten der Descendenztheorie und die von Darwin gegebene Begründung derselben anregen dürften. Ich meine hier besonders den eigenthümlichen Parallelismus in neben einander herlaufenden oder weit divergirenden Entwicklungsreihen, welcher es oft bei Formen, deren ganze Verwandtschaft in einem fernen gemeinschaftlichen Ausgangspunkt gesucht werden muss, zu den allerseltsamsten morphologischen Ähnlichkeiten kommen lässt. Dieselbe Erscheinung, die schon Weismann[1] an den Raupenzeichnungen auffiel (der rothe Fleck seiner Smerinthus-Raupen etc.) und ihn hier, während er alles Andere aus Anpassung, resp. natürlicher Zuchtwahl erklären zu können glaubte, zu dem Geständnisse zwang, dass in der That in gewissem Sinne eine bestimmt gerichtete Variation besteht, findet sich auch in der Stammesgeschichte der Dibranchiaten und zwar in einem Maßstab wieder, der ungleich bedeutender, als die wenigen von Weismann erwähnten Fälle genannt werden muss. Freilich deckt sich — wie ich hier gleich vorausnehmen will — eine solche »bestimmt gerichtete Variation« nicht mit den Theorien Naegeli's, Askenasy's und Anderer, welche unter diesem und ähnlichen Namen teleologische Bildungsgesetze zur Grundlage ihrer Auffassung der Phylogenie machten, sondern sie ist mit Weismann, dem ich hierin vollkommen beistimme, aus einer »ähnlichen physischen Konstitution« der Organismen, also aus einer Art von Beeinflussung der Variation durch die Erblichkeit noch am besten zu erklären. Für jetzt aber will ich diesen Punkt fallen lassen, um zuerst noch einmal kurz die wichtigsten Entwicklungsparallelen, die sich bei den Dibranchiaten finden, zusammenzustellen, indem ich

[1] Weismann, Studien zur Descendenztheorie. II. Leipzig 1876. pag. 118.

für ihre nähere Begründung auf den beschreibenden Theil dieser Arbeit verweise, wo schon öfters ausführlicher (pag. 199) ihrer gedacht werden musste. Es ist dies erstens — von allen zweifelhaften oder einer anderen Deutung fähigen Fällen abgesehen — die durch die ganze Entwicklungsreihe der Dibranchiaten sich geltend machende Tendenz, die Schale zu reduciren und schließlich ganz aufzugeben. Es ist charakteristisch, wie weit die durch die drei Phylen repräsentirten Entwicklungsreihen das gesteckte Ziel zu erreichen vermögen. In dem ältesten Phylum, den Ögopsiden, ist noch der Phragmoconus häufig und die höchste Reduktion, zu der es kommt, die einfache Hornschale. Die nächst anschließenden Myopsiden[1] beginnen gleich mit der letzteren und ersteigen in Sepiola und Rossia, deren Schale nur halb so lang, als das Thier ist, eine weitere Reductionsstufe. Die Octopoden endlich haben nur noch in einer sehr alten Form, Cirrhoteuthis, eine unzweifelhafte innere Schale, sonst ist das Endstadium der Differenzirung, vollkommener Schwund, nicht nur erreicht, sondern sogar allgemein typisches Verhalten geworden.

Noch schlagender aber ist das in allen drei Reihen zu verfolgende Aufgeben der knorpligen Mantelschließapparate zu Gunsten einer muskulösen Kopfnackenverbindung, wie ich es pag. 220 schon ausführlicher dargestellt habe. Bei den Ögopsiden wird dieses Ziel nur unvollkommen und selten erreicht (Loligopsis), bei den Myopsiden in den Ausläufern Rossia, Sepiola, Cranchia in wunderschöner Abstufung und zugleich sehr vollkommener Ausbildung in den Endgliedern; die Octopoden endlich setzen mit Typen ein (Argonauta), die dem angestrebten Ziel ferner stehen, als Sepiola und Cranchia, entwickeln aber in ihren Endgliedern die muskulöse Kopfnackenverbindung zu ihrer höchsten Vollkommenheit. Eine dritte Entwicklungstendenz endlich, die sich in allen drei Phylen äußert, kann in dem Bestreben, einen Eileiter aufzugeben, gefunden werden, wenn auch verschiedene Ausbildungsstufen dieser Differenzirungsreihe sich bis jetzt noch nicht namhaft machen lassen.

Bei aufmerksamer Prüfung dieser Parallelentwicklung, insbesondere bei richtiger Würdigung der täuschenden Octopodenähnlichkeiten, welche eine den Octopoden so fern stehende Form, wie Sepiola in der ganzen Muskulatur zur Schau trägt, ist es wirklich schwer, sich bei dem Satze zu beruhigen, dass die natürliche Zuchtwahl un-

[1] Von der ganz vereinzelt dastehenden Sepienschale wird bei diesen Erörterungen Abstand genommen.

ter einer schrankenlosen Reihe von Variationen beständig Auswahl hält und auf diese Weise die Organismen schrittweise zu höheren Differenzirungen führt. Werden doch schon häufiger Stimmen laut, dass die Ausbildung der rein morphologischen Charaktere nicht allein auf Rechnung der natürlichen Zuchtwahl gesetzt werden könne, sondern dass dabei noch andere Bildungsgesetze im Spiele sein müssen[1], und wenn mich auch die Resultate meiner Untersuchungen nicht gerade mit zwingender Nothwendigkeit zu ähnlichen Schlüssen geführt haben, so kann ich doch nur dann der natürlichen Zuchtwahl einen Spielraum bei der Ausbildung rein morphologischer Charaktere einräumen, wenn die Möglichkeit der Variationen begrenzt gedacht wird. Allerdings ist, um noch einmal auf die muskulöse Kopfnackenverbindung zurückzukommen, dieselbe höchst wahrscheinlich in Anpassung an eine litorale Lebensweise, also durch natürliche Zuchtwahl erworben worden, das lehren uns die Octopoden; aber auch angenommen, sämmtliche Dekapoden, welche diesen Charakter aufweisen, hätten sich ihrer pelagischen Lebensweise zu Gunsten einer litoralen begeben — was z. B. für Loligopsis sicher unrichtig ist — so ist damit noch nicht erklärt, warum in so hohem Grade gleichartige morphologische Organisationen entwickelt wurden und warum nur immer solche Formen sich in dieser Weise anpassten, die Ausläufer von Differenzirungsreihen bilden. Es ist doch eben nicht zu bestreiten, dass die Natur dieselben physiologischen Aufgaben auf den verschiedensten morphologischen Wegen zu lösen weiß. Wenn daher in phylogenetischen Parallelreihen auf (angenommene!) gleiche Lebensbedingungen mit nicht nur annähernd, sondern sogar überraschend ähnlichen morphologischen Änderungen reagirt wird, so ist das nur so zu erklären, dass gleichsam nur eine beschränkte Auswahl von Variationen dargeboten wird, aus welcher dann bei einseitiger Auslese durch gleiche Lebensbedingungen auch gleiche morphologische Bildungen erwachsen müssen. Wie es freilich kommt, dass, je jünger und höher differenzirt eine Entwicklungsreihe ist, desto häufiger bestimmte Bildungen auftreten und in desto größerer Vollkommenheit entwickelt werden und diese Regel auch innerhalb eines Phylums für die einzelnen Formen Geltung besitzt, lässt sich schwerer erklären, man müsste denn annehmen, dass die Tendenz

[1] Wie dies in neuerer Zeit z. B. Pringsheim an einer Reihe der einfachsten Algen so treffend aus einander gesetzt hat (N. Pringsheim, Über den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphaccarien-Reihe. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1873 pag. 138).

zu bestimmten Variationen sich erblich verstärkt und nach und nach immer geringfügigeren Anstößen von außen gehorcht. Jedenfalls aber möchte ich noch einmal ausdrücklich hervorheben, dass ich eben so wenig, wie Weismann, diese begrenzte Variationsfähigkeit als Ausfluss einer »phyletischen Lebenskraft« deute, sondern vielmehr ihren Grund in einer bestimmten Konstitution des Organismus suche, welche direkt auf die Stammeltern zurückzuführen ist. Ich halte also mit Weismann die Variation für im gewissen Sinn durch Erblichkeit beeinflusst, und glaube, dass ein Organismus darum nicht nach allen möglichen Seiten variiren kann, weil er von einer bestimmten Form abstammt und eine bestimmte Stammesgeschichte hinter sich liegen hat.

Einer weitgreifenderen Verallgemeinerung dieses Satzes stellen sich indessen noch eine Menge von Hindernissen in den Weg und darunter solche, die nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse sich noch nicht beseitigen lassen. Es wäre daher von sehr zweifelhaftem Werthe, obige Andeutungen noch weiter fortzuspinnen, die Frage ist eben in noch keiner Weise reif dazu. Noch ist der Schatz der stützenden Thatsachen viel zu klein, um überhaupt eine ernsthafte Diskussion zu ermöglichen, und ich glaube daher meinen Zweck vollkommen erreicht zu haben, wenn ich mit obigen Bemerkungen für die Zukunft die Aufmerksamkeit auf ähnliche Erscheinungen gelenkt habe. Dass die allseitige Durchforschung kleiner, in sich mehr oder weniger abgeschlossener Formenkreise über diese und ähnliche Fragen noch am ersten Licht verbreiten wird, steht bei mir außer Zweifel: aber ich glaube noch mehr, dass jetzt, nachdem die Genealogie der großen Hauptabtheilungen der organischen Welt wenigstens in ihren allgemeinsten Zügen festgestellt ist, die Descendenzlehre gerade von dieser Seite her erst eine feste Begründung und Vervollkommnung zu erwarten haben wird.

Neapel, den 27. Oktober 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1. Die Seitenwände und die dorsale Wand der muskulösen Leberkapsel von Onychoteuthis Lichtensteinii Fér. Das Thier ist von der Bauchseite geöffnet, Diaphragma musculare und sämmtliche Eingeweide entfernt und die Mm. retractor. cap. latt. zur Seite gezogen.

C, Kopf.
cc, Kopfknorpel.
M. add. inf. sup, Mm. adductor. infundbl. superiores.
V. inf. { *d*, rechte / *s*, linke } Hälfte der Trichterklappe.
Nn. inf. supp, Zweige des N. infundibularis sup.
M. add. inf. inf, Mm. adductor. infundibul. inferiores.
N. p. { *d*, rechter / *s*, linker } Pallialnerv.
I. { *d*, rechte / *s*, linke } Trichterhälfte.
z, Siehe Text pag. 196.
M. r. c. m, M. retractor capitis medianus.
M. r. c. m', Ihre verschmolzene untere Hälfte.
x, Siehe Text pag. 199.
M. r. c. l, M. retractor capitis lateralis.
M. depr. inf. d, M. depressor infundibuli dexter.
T, Schale.
y, Siehe Text pag. 199 Anm.

Fig. 2. Untere Kopfhälfte und Trichtergegend von Loligo vulgaris Lam. von der Bauchseite. Beide Trichterwände sind durchschnitten und zur Seite gezogen, um das Diaphragma musculare, seine Verbindungen mit dem Trichter und die Trichtermuskulatur zu zeigen. Die Vena cava (*V. c.*) ist von seiner Verbindung mit dem Diaphragma lospräparirt und ebenfalls etwas zur Seite gezogen, um den Diaphragma-Knorpel (*C. d.*) zu zeigen.

A, Anus.
Nn. v, Nn. viscerales.
x, Die Faserlage, mittels deren die dorsale Trichterwand sich mit dem Diaphragma musculare verbindet.
y, Siehe Text, pag. 222.

Die übrigen Bezeichnungen wie Fig. 1.

Fig. 3. Die Trichtermuskulatur von Sepia officinalis L. Beide Trichterwände sind durchgeschnitten, die linke Trichterhälfte dagegen zur Seite gezogen und dorsalwärts umgeklappt, so dass man ihre Innenfläche sieht.

M. b, Armmuskulatur.
I. d. d, rechte } Hälfte der dorsalen Trichterwand.
I. d. s, linke }
I. v. d, rechte } Hälfte der ventralen Trichterwand.
I. v. s, linke }
M. a. s, M. adduct. infundbl. sup.
M. a. i, M. adduct. infundbl. inf.
$y = x$ in Fig. 2. *x* Siehe Text pag. 222 Anm.
M. d. i. { *d*, rechter } M. depressor infundbl.
{ *s*, linker }
C. a, Trichterschließknorpel.
D. m, Diaphragma musculare.
M. c, Äußeres } Blatt des Collaris.
M. c', Inneres }
Die übrigen Bezeichnungen wie Fig. 1.

Fig. 4. Der Diaphragma-Knorpel von Sepia officinalis L.

N. v, Nn. viscerales.
x, Siehe Text pag. 203.
c, Der von CHÉRON (l. c. Pl. II, Fig. 12, 16) erwähnte Ast der Viscerales.

Fig. 5. Schematische Querschnitte durch Kopf und Nacken von Dibranchiaten etwas über dem unteren Trichterrand zur Erläuterung des verschiedenen Verhaltens der beiden Collaris-Blätter.

A. Von einem Dekapoden (außer Sepiola).
A. n, Nackenschließapparat.
C, Kopf.
p, Mantel.
I, Trichter.
A. i, Mantelschließapparat.
c. e, Äußeres } Collaris-Blatt.
c. i, Inneres }
B. Von Sepiola.
C. Von einem Octopoden.

Fig. 6. Trichtermuskulatur der linken Seite von Argonauta Argo L.

b, Arme.
If, linke Trichterhälfte.
O, Auge.
M. add. i. med. sup, M. adductor infundib. medianus superior.
M. add. i. lat. sup, M. adductor infundib. lateral. superior.
M. add. i. lat. inf, M. adductor infundib. lateral. inferior.
M. bulb.-coll. M. bulbo-collaris.
M. add. pall. med, M. adductor pallii medianus.
M. add. pall. lat, M. adductor pallii lateralis.
M. c, M. collaris.
Nn. inf. supp. Zweige des N. infundibularis.
x, Ansatzstelle desselben an der dorsalen Mantelhälfte.
M. depr. inf, M. depressor infundibuli.
C. a, Trichterschließknorpel.
Ggl. st, Ganglion stellatum.
p, Mantel.

Fig. 7. Zeichnungen des linken N. pallialis mit dem zugehörigen Gangl. stellatum, welche zum Theil nur in so weit schematisch sind, als sie alle auf dieselbe Größe gebracht wurden.

A. Schematisirte Kopie des N. pallialis von Loligopsis guttata nach GRANT l. c. Pl. III, Fig. 6. Die Kommissur zum anderen Ganglion stellat. ist eben so, wie die von der distalen Strecke des Pallialis abgehenden Zweige nur nach Analogie hineingezeichnet.

B. Von Ommastrephes sagittatus. Auch hier sind die von der distalen Strecke des Pallialis abgehenden Zweige, wie auch bei C nicht wirklich beobachtet.

C. Von Ommastrephes todarus.

C, Kommissur zwischen beiden Gangl. stellata.

N. p. e, Äußerer } Pallialnerv.
N. p. i, Innerer }

D. Von Loligo, Kopie nach CHÉRON, l. c. Pl. IV Fig. 30, mit einigen kleinen Änderungen, wie sie der Vergleich mit einem entsprechenden Präparat ergab.

E. Von einem Octopoden.

Tafel XII.

Fig. 8. Armnervenkommissuren der Dibranchiaten.

A. Von einem Dekapoden.

G. b, Armganglion.
C, Kommissur.

B. Von Cirrhoteuthis (Kopie nach REINHARDT og PROSCH, Pl. V Fig. 2).

C. Von einem Octopoden (mit Ausnahme von Cirrhoteuthis).

Fig. 9. Die Visceralis-Kommissur von Onychoteuthis bei schwacher Vergrößerung.

x, Bindegewebe.

Fig. 10. Radulae verschiedener Dibranchiaten. *C* bei stärkerer, die übrigen bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 11. Analanhänge verschiedener Dibranchiaten, verschieden (meist jedoch schwach) vergrößert, so dass alle auf dieselbe Größe gebracht sind.

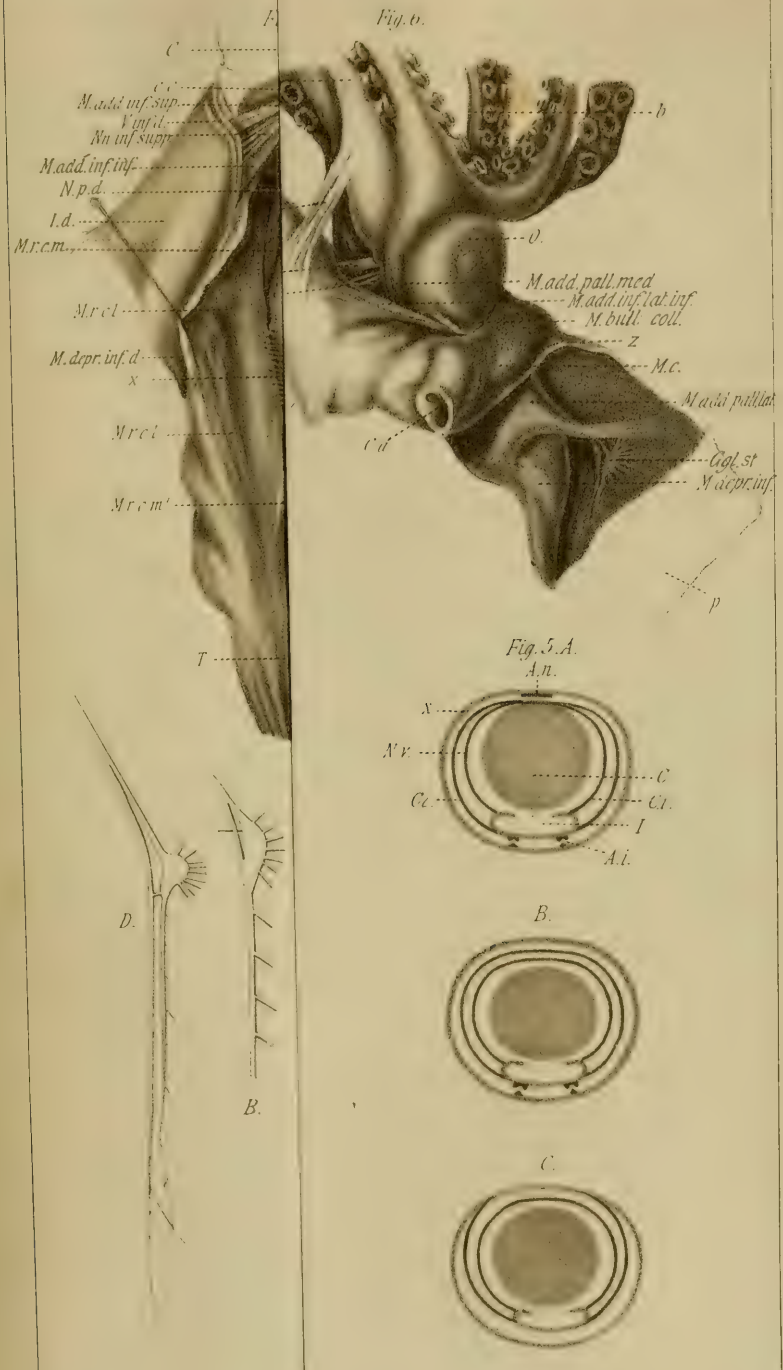
Fig. 12. Herzen verschiedener Dibranchiaten in ihrer natürlichen Lage zur Längsachse des Körpers, welche durch eine punktirte Linie angedeutet wird.

A. Von Ommastrephes todarus.

B. Von Sepia officinalis.

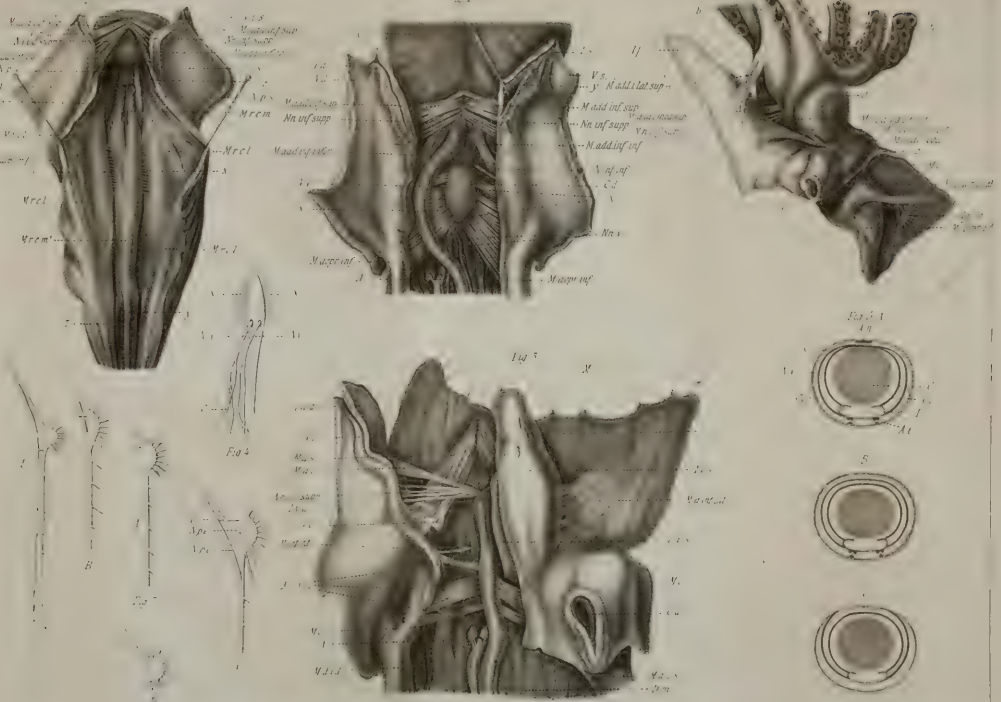
C. Von Tremoctopus catenulatus.

A. c, Aorta cephalica.
A. a, Aorta anterior.
A. p, Aorta posterior.
A. g, Arteria genitalis.
A. pl, Arteria pallialis.
V. b, Venae branchiales.



J. Brock ad. nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



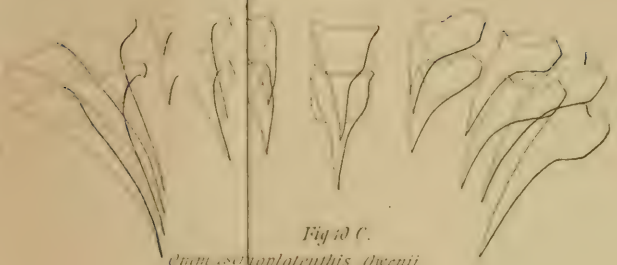
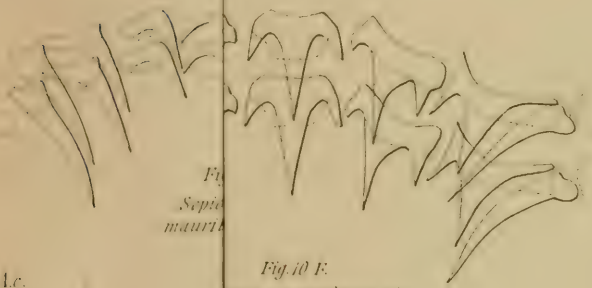


Fig. 10 C.
Omm[illegible]oploteuthis Owenii



Fi[illegible]
Sepi[illegible]
mauri[illegible]

Fig. 10 F.
[illegible]pus catenulatus Fér.

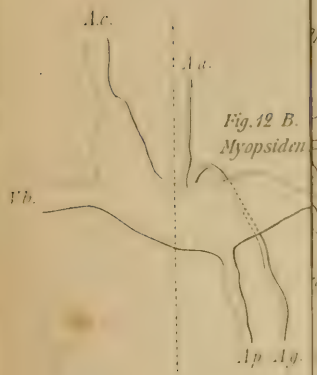


Fig. 12 B.
Myopsiden

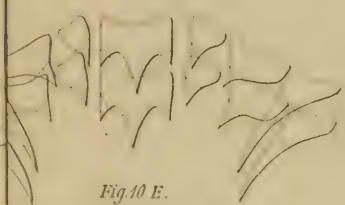


Fig. 10 E.
[illegible]emoctopus violaceus delle Ch.

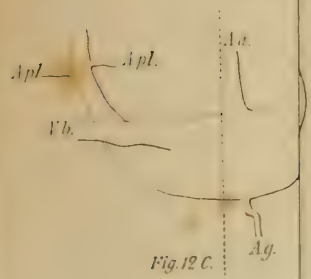


Fig. 12 C.
Octopoden.

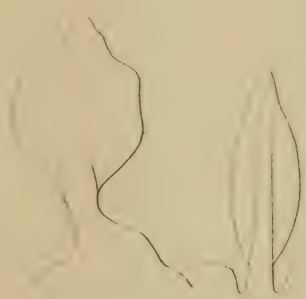


Fig. 11 F.
Sepiola.

Fig. 11 G.
Octopoden.
(Tremoctopus catenulatus.)

J. Hoch, at nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

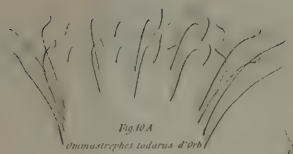


Fig 10 A
Ommastrephes todarus d'Orb

Fig 10 B
Onychoteuthis Lichtensteinii Fér.

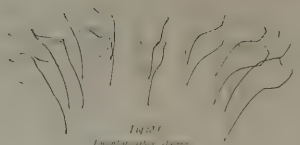


Fig 10 C

Fig 8 B

Fig 8 A

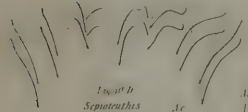


Fig 10 b
Sepioteuthis
mauritana Kipp

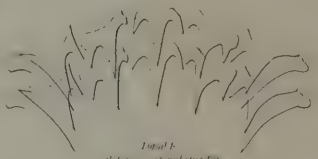


Fig 10 b

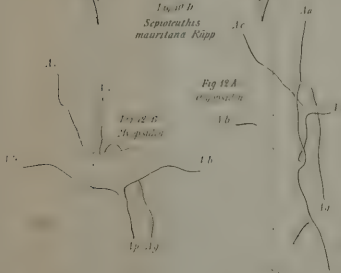


Fig 12 A

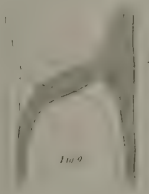


Fig 9

Fig 8 C

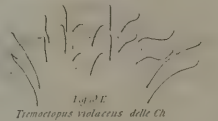


Fig 10 E
Tremoctopus violaceus delle Ch

Fig 12 C

Fig 11 A.
Chiroteuthis
Enoploteuthis.

Fig 11 B.
Onycholeuthis
Ommastrephes

Fig 11 C.
Sepioteuthis.

Fig 10 D

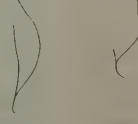


Fig 10 F

Fig 10 G

Über die Wirbelsäule von Pipa.

Von

H. v. Ihering,

Privatdocent an der Universität Leipzig.

Mit 2 Holzschnittfiguren.

Anlässlich meiner Untersuchungen über die Gliederung der Wirbelsäule und das Verhalten des peripherischen Nervensystems[1] bei den Amphibien wurde ich auf eine hinsichtlich der Deutung der Wirbelsäule und des Plexus brachialis von Pipa bestehende Streitfrage aufmerksam, mit welcher sich die folgenden Auseinandersetzungen beschäftigen sollen. Bekanntlich setzt sich bei den Batrachiern in der Regel der präsacrale Theil der Wirbelsäule aus 8 Wirbeln zusammen. Bei Pipa dagegen sind nur 7 präsacrale Wirbel vorhanden. Diese Verminderung wurde von STANNIUS[2] auf eine Verschmelzung der beiden vordersten Wirbel in einen Doppelwirbel bezogen, eine Annahme, welcher nicht nur analoge Verschmelzungen zwischen dem Sacralwirbel und dem Os coccygis bei Hyla, Pelobates u. a. zur Seite gestellt, sondern für welche auch die Ursprungsweise des ersten Spinalnerven angeführt werden konnte, der ja bei Pipa[3] den Körper des ersten Wirbels durchbohrt. Dieser Anschauung nun trat FÜRBRINGER[4] entgegen, indem er den Mangel nachweisbarer Spuren einer derartigen Concrescenz hervorhob und den Wirbel dem ersten

[1] H. v. IHERING, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

[2] H. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1846 pag. 130, Anm.

[3] Das gleiche Verhalten wie Pipa bietet auch Xenopus dar.

[4] M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. II. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Band VIII, 1874 pag. 179 ff., cf. auch den I. Theil derselben Arbeit, ibid. Band VII. 1873 pag. 237—320.

Wirbel der übrigen Anuren eben so für homolog erachtete, wie den zweiten von Pipa dem zweiten von Rana u. s. w. Dadurch wurde weiterhin Fürbringer dazu geführt, den zwischen erstem und zweitem Wirbel entspringenden Spinalnerven von Pipa dem zwischen erstem und zweitem Wirbel bei Rana entspringenden Spinalnerven für homolog zu erklären und den ersten bei Pipa vorhandenen Spinalnerven für einen den übrigen Anuren abgehenden Nerven und zwar für den Suboccipitalnerven zu halten.

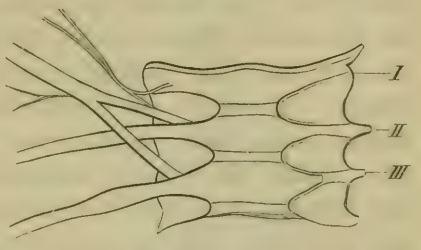
Dieser Deutung Fürbringer's konnte ich mich mit Rücksicht auf die weitgehende Übereinstimmung, die im peripherischen Nervensystem von Pipa und den übrigen Anuren besteht, nicht anschließen, ich konnte vielmehr in dieser Übereinstimmung nur den Ausdruck kompleter Homologie sehen. Es war mir daher auch die Stannius-sche Deutung des ersten Wirbels als Doppelwirbel plausibler und ich konnte mich um so mehr ihr anschließen als ich eine von Kölliker[1] bezüglich der Wirbelsäule von Pipalarven gemachte Angabe im gleichen Sinne verstehen zu dürfen glaubte. Immerhin hob ich ausdrücklich hervor, dass erst erneute Untersuchungen an Larven die Frage würden entscheiden können. Meine Hoffnung, dies als Nachtrag in meinem citirten Buche bringen zu können, ließ sich nicht erfüllen. Erst jetzt, nachdem mich die Güte meines verehrten Freundes Prof. Wiedersheim in den Stand gesetzt hat geeignete Pipalarven zu untersuchen, kann ich darauf zurückkommen. Die betreffenden Larven waren 14 mm lang und ihr Skelett noch durchweg knorpelig. Das Resultat der an drei Exemplaren angestellten Untersuchung war bezüglich der Anlage des ersten Wirbels das, dass Fürbringer Recht hat, also eine Concrescenz zweier vordersten Wirbel, wie sie Stannius vermuthete, nicht stattfindet. Wollte man vermuthen, dieselbe falle in noch frühere Entwicklungsstadien, so würde dagegen zu erwiedern sein, dass an dem Wirbel selbst nichts darauf hinweisendes zu erkennen ist, vielmehr die Ursprungsstelle des Spinalnerven darauf hinweist, dass derselbe nicht zwischen zwei verschmolzenen Wirbeln entspringt, sondern einen einfachen Wirbel durchbohrt. Dieser Umstand ist um so mehr zu beachten, als bei Pipa die Verschmelzung des Sacralwirbels mit dem Os coccygis, ja sogar an diesem wiederum die Zusammensetzung aus einem deutlichen Wirbel und einem nachfolgenden ungegliederten Theile an der Larve sehr wohl zu erkennen ist. Es würde mithin auch

[1] A. Kölliker, Über die Wirbelsäule einer Larve von Pipa dorsigera. Verh. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. Band X. 1860 pag. 236—239.

eine etwaige Concrescenz des ersten und zweiten Wirbels sich der Beobachtung nicht entzogen haben, wenn sie wirklich vorkäme. Zwischen Occiput und erstem Wirbel entspringt, wie bei den anderen Anuren, auch bei Pipa kein Nerv. Der bei den Urodelen vorhandene Suboccipitalnerv ist bekanntlich bei den Anuren so vollkommen ausgefallen, dass er auch embryologisch nicht mehr nachweisbar ist.

Aus dem eben mitgetheilten Befunde lässt sich, wie mir scheint, mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, dass der erste Wirbel von Pipa ein einfacher ist. Man würde freilich immer noch einwerfen können, dass die Verschmelzung in früheren Entwicklungsstadien eingetreten sei, allein ich glaube, dass diese Vermuthung sich als sehr unwahrscheinlich erweisen lässt. Denn abgesehen davon, dass eben an dem Wirbel selbst nichts hierauf hindeutet, so ließe sich doch erwarten, dass dann die Lage der Ursprungsstelle des proximalen Plexusnerven eine solche wäre, wie bei den übrigen intervertebral hervortretenden Spinalnerven, was, wie unsere Figur 1 zeigt, nicht der Fall ist. Vor Allem aber scheint mir folgender Gesichtspunkt maßgebend. Wir finden im Allgemeinen in der Ontogenie frühere phylogenetische Stadien um so vollständiger wiederholt je später dieselben erworben werden. Nun würde aber jedenfalls die Verschmelzung des ersten und zweiten Wirbels von Pipa, wenn eine solche vorläge, als eine relativ sehr spät erworbene Modifikation anzusehen sein, weil sie eben nur bei Pipa und Xenopus sich findet. Dagegen kommt der auch bei Pipa anzutreffenden Verschmelzung des Sacralwirbels mit dem Steißbeine eine weitere Verbreitung auch bei anderen Anuren zu. Diese Verschmelzung lässt sich nun aber embryologisch sehr wohl nachweisen. Ja noch mehr, auch die Entstehung des Steißbeines aus mehreren Wirbeln ist embryologisch noch nachweisbar. Es ist mithin durchaus grundlos, zu vermuthen, dass gerade bei Pipa eine solche Concrescenz der vordersten zwei Wirbel in der Weise eingetreten sei, dass sie in Entwicklungsstadien, in denen die andern Verschmelzungsvorgänge noch demonstrirbar sind, der Beobachtung nicht mehr zugänglich sei.

Fig. 1.



Plexus brachialis der Pipalarve mit den drei ersten Wirbeln.

Ist nun hiermit wohl die Streitfrage Betreffs der Deutung des

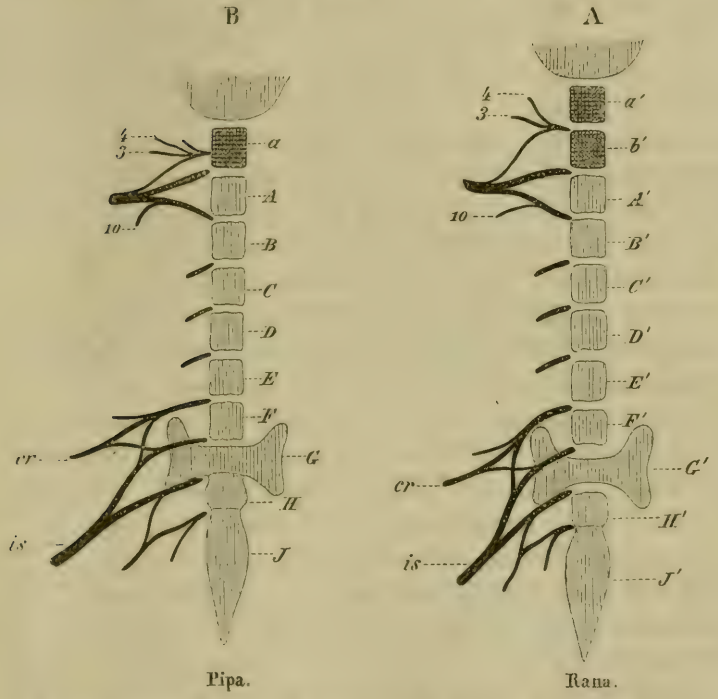
ersten Wirbels von Pipa als im Sinne Fürbringer's erledigt anzusehen, so steht es anders hinsichtlich der Deutung des Spinalnervensystems, zumal des Plexus brachialis, bezüglich dessen nach Fürbringer bei Pipa Verhältnisse vorliegen würden, wie sie bei keinem Amphibium, überhaupt bei keinem anderen Thiere sich finden. In meinem citirten Werke habe ich gezeigt, dass bei allen Amphibien in wesentlich gleicher Weise der Plexus brachialis vom 2., 3. und 4. Spinalnerven gebildet wird und nur darin ein Unterschied besteht zwischen Anuren und Urodelen, dass bei letzteren noch ein Zweig des 5. Spinalnerven hinzutritt. Der erste Spinalnerv, welcher, wie bemerkt, den Anuren abgeht, betheiligt sich bei den Urodelen nicht an der Zusammensetzung des Plexus brachialis. Indem nun Fürbringer den ersten Spinalnerven von Pipa nicht dem ersten Spinalnerven der übrigen Anuren für homolog erachtet[1], vielmehr ihn als Suboccipitalnerv deutet, kommt er dazu den zweiten Spinalnerven von Pipa dem zweiten und dritten, und den dritten von Pipa dem dritten und vierten Spinalnerven der übrigen Anuren für homolog zu halten. Hierzu muss ich nun zunächst bemerken, dass eine derartige Annahme partieller Homologieen, so weit meine Erfahrungen reichen, nirgends in den Thatsachen einen Halt findet. Es zeigt sich überall, dass zwei Spinalnerven entweder einander homolog sind oder nicht. Es können accessorische Anastomosen hinzukommen und dadurch oder durch Verkümmerung gewisser Theile Änderungen sich vollziehen, aber damit wird die Homologie des ganzen Spinalnerven nicht aufgehoben, am wenigsten in der Art, dass einem Spinalnerven zwei andere theilweise homolog seien. Doch brauche ich auf diesen Punkt nicht näher einzugehen, weil, wie ich glaube, im Folgenden der Nachweis erbracht werden kann, dass das Nervensystem von Pipa komplet mit jenem der anderen Anuren übereinstimmt, und kein Grund vorliegt in dieser Übereinstimmung nicht den Ausdruck völliger Homologie zu sehen.

Werfen wir einen Blick auf die nebenstehenden Figuren, welche das Verhalten der Spinalnerven bei Pipa und Rana erläutern. Wir finden zunächst, dass der Plexus lumbosacralis bei beiden nicht nur in gleicher Weise beschaffen ist, sondern auch dieselben Beziehungen zur Wirbelsäule aufweist. Immer wie bei allen Anuren sind es von

[1] Wenn Fürbringer (l. c. pag. 287, Anm. 2) dafür auch die Äußerung von Fischer anführt, so trägt er dabei dem Umstande nicht Rechnung, dass Fischer die Existenz der Ansa I noch unbekannt war.

den präsacralen Spinalnerven jederseits die beiden hintersten, welche allein unter den präsacralen Nerven an der Bildung des Plexus lumbosacralis Theil nehmen. Wenn nun bei allen Anuren der Plexus der hinteren Extremität nicht nur in wesentlich gleicher Weise sich zusammensetzt, sondern auch dieselben Beziehungen zur Wirbelsäule darbietet, so liegt doch wohl kein Grund vor die Homologie der gleichgebauten und gleichgelagerten Plexus zu bezweifeln. Nach

Fig. 2.



Pipa. Rana.

A, A′ etc. homologe Wirbel. G Sacralwirbel. cr N. cruralis. is N. ischiadicus.

vorn vom Plexus lumbosacralis folgen bei Pipa wie bei den anderen Anuren drei einfache Spinalnerven, die keine Beziehung zu den Extremitätennerven aufweisen. Also wiederum bei Pipa die gleichen Verhältnisse wie bei den anderen und das gilt denn auch weiter von den nun nach vorn hin noch folgenden drei Spinalnerven, die alle drei bei Pipa sowohl als bei Rana etc. an der Bildung des Plexus brachialis Theil nehmen. Und damit sind die Spinalnerven zu Ende, es folgen nach vorn keine weiteren mehr weder bei Pipa noch bei den anderen, indem ja ein Suboccipitalnerv überall fehlt. Der Vermeidung von Unklarheiten der Terminologie wegen werde ich fortan

von den drei bei den Anuren den Plexus brachialis bildenden Nerven den dem Kopfe am meisten genäherten als den proximalen, den folgenden als den mittleren und den hintersten als den distalen bezeichnen. Der letztere nun, der distale Spinalnerv unseres Plexus spaltet sich bei Rana etc. in zwei Äste, von denen der hintere (10) sich an Bauchmuskeln verbreitet, der vordere aber an der Bildung des Plexus Theil nimmt, indem er mit dem mittleren Plexusnerven die Ansa II bildet. Nach Bildung dieser Ansa giebt er nach Fürbringer bei Rana den N. thoracicus superior IV ab, bei Pipa den N. thoracicus sup. III. »Dieser N. thoracicus sup. III, sagt Fürbringer pag. 181, Anm. 4, »muss nach seiner Vertheilung im M. thoraci-scapularis als ein Homologon des N. thoracicus sup. IV der übrigen Anuren angesehen werden.« Es liegt daher, sofern man sich nur an das Verhalten der Spinalnerven zu einander und zu den von ihnen versorgten Muskeln hält, gewiss kein Grund vor, die Homologie des distalen Plexusnerven von Rana und von Pipa zu bezweifeln.

Das Gleiche wie vom distalen Plexusnerven gilt nun auch von den anderen beiden. Der mittlere Plexusnerv ist bei allen Anuren der einzige, der mit der Gesammtmasse seiner Fasern in die Bildung des Plexus eingeht und der proximale spaltet sich bei Rana sowohl wie bei Pipa, abgesehen von den (4) zum N. thoracicus superior II tretenden Fasern in zwei Äste, von denen der eine an der Plexusbildung resp. der Bildung der Ansa I sich betheiligt, der andere (3) sich zur ventralen Rumpfmuskulatur begiebt. Bei Rana etc. giebt dieser proximale Plexusnerv noch den N. thoracicus sup. II ab, der bei Pipa erst nach Bildung der Ansa I abgegeben würde. Vielleicht aber, dass er auch bei Pipa nur aus dem proximalen Spinalnerven des Plexus seine Fasern bezieht. Das Verhalten dieses Nerven bei Pipa sowohl wie bei den anderen Anuren scheint noch weiterer Untersuchung bedürftig, wie auch Fürbringer andeutet. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass auch bei Pipa der N. supracoracoideus vom proximalen und mittleren Plexusnerven gebildet wird. Mögen nun immerhin bei weiteren auf zahlreiche Individuen ausgedehnten Untersuchungen sich zwischen Pipa und den anderen Anuren einzelne Differenzen herausstellen, in den Hauptzügen, das ist schon jetzt ersichtlich, ist die Betheiligung der drei besprochenen Spinalnerven an der Bildung des Plexus bei Pipa dieselbe wie bei den anderen Anuren.

Durch die eben dargelegten Auseinandersetzungen sind, wie ich denke, sehr gewichtige Gründe geltend gemacht worden für meine

Ansicht, nach welcher der Plexus brachialis von Pipa jenem der anderen Anuren homolog ist. Suchen wir hingegen nach entscheidenden Gründen für die Ansicht FÜRBRINGER's, nach welcher der proximale Plexusnerv der suboccipitale sein würde, so spähen wir auch in den Abhandlungen von FÜRBRINGER selbst vergebens danach. Es ist eben die Ansicht von FÜRBRINGER nicht aus der Vergleichung der Spinalnerven hervorgegangen, sondern aus den theoretischen Anschauungen, welche dieser Forscher über die Homologie der Segmente überhaupt hat. Anschauungen, die eben meiner Meinung nach nicht haltbar sind. Ja FÜRBRINGER räumt sogar selbst ein, dass der proximale Plexusnerv von Pipa ein Verhalten darbietet, wie es der Suboccipitalnerv der Amphibien, da wo er sich überhaupt findet, nicht zeigt. Der Suboccipitalnerv der Urodelen betheiligt sich nämlich nie an der Zusammensetzung des Plexus brachialis. Es ergiebt sich mithin aus der vergleichenden Betrachtung der Spinalnerven, wie mir scheint, die Nothwendigkeit, den proximalen Spinalnerven des Plexus brachialis von Pipa mit dem gleichnamigen Nerven der übrigen Anuren für homolog zu erklären. Dagegen können zu Gunsten der FÜRBRINGER-schen Deutung eben dieses Nerven von Pipa als Suboccipitalnerven nicht nur aus dem Verhalten der Nerven keine Gründe abgeleitet werden, sondern es sprechen sogar zwei Momente direkt gegen dieselbe: 1) der Umstand, dass der betreffende Nerv seiner Lage nach nicht Suboccipitalnerv ist und 2) dass er nicht jenes Verhalten zu andern Nerven und zu den Muskeln zeigt, welches der Suboccipitalnerv da aufweist, wo er überhaupt bei Amphibien angetroffen wird.

Aus dem Vorausgehenden ergeben sich also zwei fundamentale Sätze, welche für die Vergleichung der Wirbelsäule und des Nervensystems von Pipa mit denselben Theilen bei den andern Anuren maßgebend sind. Nämlich

1) Bei Pipa sind nur sieben präsacrale Wirbel vorhanden, also einer weniger als bei den übrigen Anuren.
2) Die Spinalnerven von Pipa stimmen Nerv für Nerv mit denen der anderen Anuren überein und die drei ersten von ihnen setzen in derselben Weise wie bei den übrigen Anuren den Plexus brachialis zusammen.

Für die Vergleichung der bei Pipa bestehenden Verhältnisse mit den bei den anderen Anuren vorliegenden kommen drei Erklärungsversuche in Betracht. Der erste ist der von STANNIUS, wonach der

erste Wirbel von Pipa ein Doppelwirbel wäre, eine Ansicht, welche durch die oben mitgetheilten Thatsachen widerlegt ist. Die andere Erklärung ist die von FÜRBRINGER, wonach das übereinstimmende Verhalten der Nerven von Pipa und von Rana nicht in der Homologie der übereinstimmenden Nerven, sondern auf zufälliger Ähnlichkeit beruhe und der proximale Plexusnerv von Pipa als Suboccipitalnerv zu deuten sei. Um im Sinne FÜRBRINGER's aus dem normalen Verhalten der Anuren jenes der Pipa abzuleiten, sind folgende Voraussetzungen nothwendig. Es muss der Suboccipitalnerv bei Pipa erschienen sein, es muss derselbe eine Verschiebung seiner Ursprungsstelle in den ersten Wirbel und endlich eine Umbildung der Art erlitten haben, dass er das Verhalten aufweist, welches sonst dem proximalen Plexusnerven zukommt. Es muss dann der dritte Spinalnerv das Verhalten angenommen haben, welches sonst der zweite besitzt und so weiter bis hinten hin, und endlich muss gleichzeitig der Beckengürtel um einen Wirbel sich nach vorn verschoben haben. Auch dieser Erklärungsversuch ist hinfällig, weil die Prämisse der Deutung des proximalen Plexusnerven von Pipa als Suboccipitalnerv nicht zutrifft. Es finden daher die Verhältnisse von Pipa, wie mir scheint, eine ungezwungene Erklärung nur durch die Annahme, dass bei Pipa ein präsacraler Wirbel weniger vorhanden, oder, wie ich es ausdrücke, excalirt ist, während der zugehörige Spinalnerv unverändert sich erhalten hat.

Zur nähern Erläuterung dieser Ansicht muss ich mit einigen Worten auf die durch meine einschlägigen Untersuchungen gewonnenen Resultate eingehen. Das Ergebnis derselben, mit welchem sie zu den bisher gültigen Ansichten in Widerspruch traten, bestand darin, dass für die einzelnen Regionen eine Selbständigkeit nachgewiesen wurde, der zufolge die Zahl der Segmente einer bestimmten Region, etwa der Halsregion z. B. bei Reptilien und Vögeln variiren kann ohne dass damit die übrigen Regionen beeinflusst werden. Es kommen schon embryologisch die Regionen mehr oder minder deutlich in toto zur Anlage, und je nachdem nun das gegebene Bildungsmaterial in x oder in $x + 1$ oder $x - 1$ Segmente sich gliedert, zeigt sich, dass bei verschiedenen Individuen einer Art die Zahl variiren, dass bei den einen ein Segment mehr vorhanden sein (intercalirt) oder eins fehlen (excalirt) kann. Es handelt sich mithin dabei nicht um nachträgliche Ausbildung oder Verkümmerung von Wirbeln, wie das auch vorkommt (z. B. an der Halswirbelsäule von

Manatus), es sind vielmehr die Begriffe der Ex- und Intercalation nur der Vergleichung verschiedener Individuen entnommen. Ausdrücklich sei aber noch hervorgehoben, dass damit Umbildungen der Wirbelsäule durch Verschiebung des Beckengürtels etc. nicht ausgeschlossen sind, ein Umstand, den ich namentlich desshalb hervorhebe, weil ich gelegentlich der Ansicht begegnet bin als bestände ein Gegensatz zwischen den Ansichten von ROSENBERG einerseits und mir andererseits. Ich habe vielmehr selbst zahlreiche Belege für direkte Umbildungen der Wirbelsäule beibringen können, zugleich aber nachgewiesen, dass durch dieselben an und für sich die Verhältnisse des peripherischen Nervensystems nicht geändert werden. Es stellt sich eben heraus, dass die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sehr verwickelt und schwer zu verstehen sind. Zu den das Verständnis besonders erschwerenden Momenten gehört vor Allem der Umstand, dass auch Variationen in nicht unbedeutendem Umfange im Bereich des peripherischen Nervensystems vor sich gehen, welche von der Gliederung der Wirbelsäule unabhängig sind. So z. B. bei der Maus, bei welcher die Wirbelsäule stets 13 dorsale und 6 lumbale Wirbel besitzt, der lumbosacrale Plexus aber um ein oder zwei Wirbel in seiner Lage sich verschieben kann, ohne dass seine charakteristische Zusammensetzung im mindesten verändert würde.

Es zeigen also die vergleichend-anatomischen Untersuchungen, dass die typische Gliederung des peripherischen Nervensystems variiren kann, ohne dass die Wirbelsäule alterirt würde, und dieses Ergebnis wird nichts Befremdendes mehr haben können, seitdem wir wissen, dass nur die Skelett- und Muskel-Theile des Segmentes der Vertebraten ihren Ursprung im Mesoderm nehmen, dagegen die Spinalnerven ektodermalen Ursprunges sind, indem sie aus dem Rückenmark hervorsprossen. Für gewöhnlich gelangen Ektodermsegment und Mesodermsegment zur Deckung, es kann aber auch der Fall vorkommen, dass nur die eine der beiden Gruppen von Segmenten eine Abänderung erleidet und ein solcher Fall liegt eben meines Erachtens bei Pipa vor. Im Vergleich zu den anderen Anuren ist bei Pipa ein präsacraler Wirbel weniger vorhanden, wogegen eine Verminderung der Spinalnerven nicht stattgefunden hat. Der Umstand, dass der proximale Spinalnerv des Plexus brachialis bei Pipa den ersten Wirbel durchbohrt, weist zugleich darauf hin, welcher Wirbel excalirt ist. Es liegt kein Grund vor den Atlas von Pipa nicht demjenigen der andren Anuren für homolog zu halten.

Da nun andererseits bei Pipa der Sacralwirbel und alle ihm vorausgehenden bis zu demjenigen Wirbel, der zwischen dem mittleren und dem distalen Spinalnerven des Plexus brachialis gelegen ist, den entsprechenden Wirbeln der anderen Anuren homolog sein müssen, weil sie mit ihnen im Bau und in der Beziehung zum Nervensystem übereinstimmen, so ergiebt sich, dass der zweite Wirbel der typischen Anuren bei Pipa fehlt. Dadurch kommt die Ursprungsstelle des mittleren Brachialplexusnerven bei Pipa zwischen den ersten und zweiten Wirbel zu liegen und der bei den anderen Anuren zwischen erstem und zweitem Wirbel entspringende Nerv nimmt seinen Weg durch den ersten Wirbel. Ein zwischen Atlas und Schädel entspringender suboccipitaler Spinalnerv fehlt dann natürlich bei Pipa so gut wie bei den andren Anuren. Mit dieser Homologisirung scheint mir auch das Verhalten der vordersten Wirbel in Einklang zu stehen. Bei Pipa sind der zweite und dritte Wirbel mit langen Rippen versehen, welche den nächstfolgenden Wirbeln abgehen. Bei den typischen Anuren ist nach Stannius der hinterste von den mit Rippenrudimenten versehenen Wirbeln der vierte und in der Regel sind diese Rippen am besten entwickelt am dritten und vierten Wirbel. Nun entsprechen aber der dritte und vierte Wirbel der normalen Anuren dem zweiten und dritten von Pipa, welche ja ihrerseits, wie wir eben sahen, die rippentragenden sind. Es steht daher auch von vergleichend osteologischem Standpunkte nichts der Homologisirung des zweiten Wirbels von Pipa mit dem dritten der anderen Anuren im Wege.

Vielleicht, dass diese Zeilen Jemanden, dem reicheres Material von Pipalarven, namentlich auch aus jüngeren Stadien zu Gebote steht, zu einer Nachuntersuchung anregen! Eine solche scheint mir zumal mit Rücksicht darauf nicht ohne Interesse, weil es leicht möglich wäre dabei auch auf Individuen zu stoßen, bei denen atavistischer Weise wieder acht präsacrale Wirbel vorhanden wären. Man wird alsdann, den von mir früher mitgetheilten Erfahrungen zufolge zwei verschiedene Fälle antreffen können. Entweder es kann einfach der fehlende zweite Wirbel wieder angelegt sein und der proximale Plexusnerv zwischen erstem und zweitem Wirbel entspringen, wie bei den anderen Anuren, oder es ist zugleich mit dem Wirbel auch ein Nervensegment erschienen, also ein ganzes Körpersegment aufgetreten statt eines Mesodermsegmentes. Dann wäre also ein Spinalnerv mehr als gewöhnlich vorhanden und es würde der erste vorhandene Spinalnerv den ersten Wirbel durchbohren.

Nachschrift. Eine größere nach Abschluss des Vorhergehenden erschienene Abhandlung von FÜRBRINGER[1] veranlasst mich zu den im Folgenden enthaltenen nachträglichen Bemerkungen. Außer einigen zum Theil auf Missverständnissen[2] beruhenden Punkten, in denen ein Gegensatz zwischen unseren Ansichten in der That nicht vorliegt, wird es vornehmlich für mich sich hier darum handeln, näher auf den Hauptinhalt der neuen Arbeit FÜRBRINGER's einzugehen, auf die Frage nach der Umgestaltung der Plexus, zumal am Plex. brachialis der Vögel. Hierbei sei nun zunächst hervorgehoben, dass es mir, wie ja übrigens auch die Lektüre meiner bezüglichen Arbeit erweisen kann, fern liegt, die Plexus für unveränderlich zu halten, und Umbildungen derselben überhaupt in Abrede zu stellen. Aber rücksichtlich derselben ist es wohl erforderlich, schärfer als es bisher der Fall war, die verschiedenen Modifikationen zu unterscheiden. Nur in einem Falle nämlich handelt es sich dabei um die von mir geltend gemachten Vorgänge der Intercalation und Excalation. Es bezieht sich das auf den Plexus lumbosacralis der Amnioten und Amphibien, indem ich eine überall wiederkehrende typische Zusammensetzung derart nachweisen konnte, dass die proximalen Plexusnerven den N. obturatorius und lumbalis, die hinteren den N. ischiadicus bilden und dass beide Gebiete zur Berührung gelangen in dem N. furcalis, der allen den genannten drei Nerven Fasern zusendet. Dieser N. furcalis ist in der That von den Amphibien an bis zum Menschen überall als komplet homolog erweisbar und der Hinweis hierauf genügt daher wohl zu meiner Rechtfertigung gegen die Angabe, dass »eine konstante Homologie gewisser Stämme in den Plexus« von mir nicht erwiesen sei. Seinen hinteren Abschluss gegen den Plexus pudendus findet der sacrale Plexus dann in dem von mir N. bigeminus genannten Spinalnerven. Zwischen N. furcalis und N. bigeminus findet sich eine wechselnde Zahl von Spinalnerven, die ganz in den N. ischiadicus eintreten. Bei den Amphibien und vielen Reptilien nur einer, bei anderen Reptilien zwei und bei den

[1] M. FÜRBRINGER, Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morph. Jahrb. Bd. V. pag. 324—394 Taf. XXI u. XXII.

[2] So z. B. wenn FÜRBRINGER meint, ich habe in Kap. IX andere Ansichten entwickelt als in Kap. II. Übrigens muss ich FÜRBRINGER bez. der Verwerthung der Diplospondylie ganz beipflichten. Ich glaubte aber doch das betreffende Kapitel aufnehmen zu sollen, weil es für die ganze Frage nach dem Begriff des Segmentes der Vertebraten ein immerhin beachtenswerthes Moment enthält. Übrigens führe ich die Untersuchungen zumal mit Rücksicht auf die Notidaniden weiter.

Vögeln drei oder noch mehr. Da nun kein Grund vorliegt die Homologie des N. furcalis und des N. bigeminus in den verschiedenen Gruppen zu bezweifeln, so handelt es sich eben hier meiner Meinung nach um eine durch Intercalation erfolgte Einschaltung neuer Spinalnerven zwischen jenen beiden Nerven.

Außer dieser durch Inter- und Excalation erfolgenden centralen Umgestaltung des Plexus habe ich durch meine Untersuchungen noch eine andere kennen gelernt, die ich ihr als peripherische entgegenstellen will und die in der Betheiligung oder Nicht-Betheiligung[1] der an den Plexus grenzenden Nerven besteht. Bleiben wir bei unserem Beispiele, so ist es klar, dass der N. furcalis und der N. bigeminus so wie die zwischen ihnen gelegenen Spinalnerven davon nicht berührt werden können, es handelt sich in der That dabei wesentlich nur darum, dass die an den Plexus angrenzenden Spinalnerven sich noch mit ihm in Verbindung setzen oder eine solche verlieren, dass also z. B. statt der zwei letzten präfurcalen Spinalnerven auch noch der drittletzte oder der viertletzte Fasern zum N. cruralis und N. obturatorius entsendet. Derartige accessorische Anastomosen kommen nicht nur am lumbosacralen sondern auch am brachialen Plexus sehr häufig vor. Durch diese peripherische Umbildung des Plexus wird natürlich seine typische Zusammensetzung nicht alterirt, trotzdem ja die Zahl der am Plexus sich betheiligenden Nerven sich dabei fast verdoppeln kann. Anders bei der von Fürbringer aufgestellten metamerischen Umbildung des Plexus, bei welcher am einen Ende des Plexus Spinalnerven aus der Betheiligung an der Bildung ausscheiden, am anderen Ende neue eintreten. Wenn also am lumbosacralen Plexus in distaler Richtung eine solche erschiene, so müssten die Verhältnisse des N. furcalis und N. bigeminus verwischt werden, es müsste durch accessorische Anastomosenbildung zur Entstehung von zwei N. furcales und N. bigemini kommen. Da nun Variationen in der Zusammensetzung und Lagerung des Plexus sacralis der Säugethiere so zahlreich zu beobachten sind, so müssten mit der Umbildung der Wirbelsäule auch solche des Plexus sacralis nachweisbar sein. Gerade um mich mit solchen metamerischen Umbildungen bekannt zu machen, habe ich meine Untersuchungen angestellt, die mich denn von solchen nichts finden

[1] Bezüglich der Rückbildung der Plexus bin ich ganz mit Fürbringer einverstanden und war es keineswegs meine Ansicht, dass eine derartige Rückbildung sich auf dem Wege der Excalation vollziehen sollte.

ließen, mir vielmehr die Homologie des N. furcalis und des N. bigeminus von den Amphibien an aufwärts nachwiesen.

Es liegt daher, so weit meine Erfahrungen reichen, nirgends ein Beweis vor für die metamerische Umbildung irgend eines Plexus. Wenn ich gleichwohl dieselbe nicht schlechthin bekämpfe, vielmehr die Möglichkeit einräume, dass auch ihr Vorkommen einmal erwiesen werden könne, so geschieht es nur mit Rücksicht auf die bei den Fischen vorliegenden Verhältnisse. Wie für das Skelett der Extremitäten zwischen den Fischen und den übrigen Vertebraten eine noch nicht vollkommen sicher überbrückte Kluft existirt, so lassen auch die Verhältnisse der Nerven keine unmittelbare Überführung zu. Statt einer geringen Zahl charakteristischer Plexusnerven finden sich, wenn man von den Teleostiern dabei absieht, je nach Größe und Lagerung der Extremität, namentlich der hinteren, sehr wechselnde Verhältnisse. Hier scheint es mir keineswegs unmöglich, dass sich herausstelle, dass mit der Lageveränderung der Extremität auch andere Spinalnerven sich an ihrer Innervation betheiligen, aber das ist, wie bemerkt, vor der Hand nicht bewiesen. Der einzige Fall von der Verdrängung des einen Innervationsgebietes durch ein anderes, den ich kenne, wird gebildet von den Verhältnissen der Innervation des Mantels bei den Chiastoneuren (unter den Arthrocochliden), wo die linke Seite bei den niederen Formen fast nur vom linken Kommissuralganglion innervirt wird, während bei den höherstehenden der betreffende Nerv sehr rückgebildet ist auf Kosten der Ausdehnung des Chiastopallialnerven.

Es sind demnach nicht Bedenken principieller Art, welche mich die metamerische Umbildung der Plexus bekämpfen lassen, es ist vielmehr lediglich der Umstand, dass ich wenigstens bei den Amphibien und Amnioten nichts dafür sprechendes aufzufinden vermag. Die folgenden Erörterungen sollen darthun, dass mich auch die neue Arbeit von Fürbringer nicht anderer Meinung hat machen können, weil eben die von ihm vorgelegten Thatsachen meiner Ansicht nach eine andere Interpretation erfahren müssen, als das von Seiten Fürbringer's geschehen ist. Es wird sich hierbei, da für eine centrale Umbildung des Plexus brachialis keine Thatsachen sich anführen lassen, nur darum handeln, zu untersuchen, wie weit durch peripherische Umänderungen des Plexus Variationen sich darbieten und ob von diesen accessorischen Anastomosen abgesehen eine typische Zusammensetzung des Plexus überall sich konstatiren lässt, oder ob Zwischenstadien und Übergangsformen anzutreffen sind, welche eine

metamerische Umbildung des Plexus beweisen. Zunächst also handelt es sich darum, die accessorischen Anastomosen als solche zu erkennen und von der Betrachtung auszuscheiden, natürlich nur in dem Falle, wenn im Übrigen eine ganz typische Zusammensetzung des Plexus sich konstant nachweisen lässt. Ich halte mich dabei zunächst an die bei der Gans von FÜRBRINGER aufgefundenen Verhältnisse, weil von derselben eine größere Anzahl von Exemplaren und verschiedene Entwicklungsstadien untersucht wurden. FÜRBRINGER hält sich dabei mit Recht vorzugsweise an den »Hauptplexus«, d. h. denjenigen Theil des Plexus, welcher die Nerven für die Extremität selbst liefert. Dieser Hauptplexus entsteht aus vier Spinalnerven, von denen die beiden mittleren mit ihrer gesammten Fasermasse direkt in den Plexus eintreten, die beiden anderen etwas abweichende Verhältnisse zeigen. Der distale Spinalnerv des Hauptplexus spaltet sich in zwei Äste, von denen nur der vordere in den Plexus sich begiebt, der hintere ein Intercostalnerv ist. Der proximale Spinalnerv des Hauptplexus theilt sich in mehrere Äste, die Fasern zum Musculus rhomboideus, zum M. levator scapulae und zu den M. serratus profundus und superficialis entsenden und ferner entspringt aus diesem Spinalnerven ein Ast, der sich mit dem distal folgenden Spinalnerven verbindet und mit ihm den N. supracoracoideus bilden hilft. Hierzu können nun noch accessorische Anastomosen hinzukommen, namentlich am distalen Ende des Plexus. Der distale Spinalnerv des Hauptplexus bleibt dabei unverändert und der nächstdistale Spinalnerv verhält sich nicht als einfacher Intercostalnerv, sondern giebt noch einen Ast zum Plexus ab und zwar entweder direkt in den Plexus oder auch gelegentlich nur zu dem vom distalen Plexusnerven abgehenden Intercostalnerven. Bei den von FÜRBRINGER untersuchten Gänsen wurde überall außer bei *G* und *K* der Hauptplexus vom XVI. — XIX. Spinalnerven gebildet. Die in Rede stehende accessorische Anastomose vom Spinalnerven XX ist dabei bald vorhanden, bald fehlend; geändert wird dadurch an der typischen Beschaffenheit des Hauptplexus gar nichts, und man wird auf diese accessorische Anastomose um so weniger Werth legen können als nach den bei *B* gemachten Erfahrungen auch der Fall vorzukommen scheint, dass dieselbe auf der einen Seite sich findet, auf der anderen nicht.

Eine der eben besprochenen distalen accessorischen Anastomose ähnliche kam auch einmal am proximalen Ende des Hauptplexus vor (bei *A*), indem der XV. Spinalnerv einen Ast zu dem in den

Plexus tretenden Ast des XVI. Spinalnerven abgab. Irgend wesentlich verändert ist damit die Zusammensetzung des Plexus nicht, da der XVI. bis XIX. Spinalnerv sich ganz so wie sonst verhalten und man nicht wird bezweifeln können, dass der XIX. Spinalnerv von *A* mit dem gleichnamigen von *F* homolog sei. Es handelt sich desshalb auch darin nur um eine accessorische Anastomose, durch welche die Homologie des Hauptplexus resp. des XVI. bis XIX. Spinalnerven nicht alterirt wird.

Alle die eben berührten Verhältnisse beziehen sich daher nur auf eine peripherische Umbildung des Plexus in Folge des Hinzutretens accessorischer Anastomosen, aber nicht auf eine metamerische Umbildung. Anders aber steht es mit den Fällen *G* und *K*, in welchen der Hauptplexus nicht vom XVI.—XIX., sondern vom XVII.—XX. Spinalnerven gebildet wird und diese Fälle sind es, die Fürbringer an das Ende der von ihm kombinirten Reihe stellt und als die Endglieder des in distaler Richtung fortschreitenden Umbildungsprocesses betrachtet. Vergleicht man nun z. B. *K* mit *D*, so überzeugt man sich sofort, dass der Spinalnerv XVI von *D* dem Spinalnerv XVII von *K* entspricht u. s. w., kurz dass die völligste Übereinstimmung der Plexus vorliegt. In dieser Übereinstimmung mit Fürbringer nicht den Ausdruck kompleter Homologie zu sehen, liegt meiner Meinung nach kein Grund vor, zumal, wie wir sahen, echte Umbildungsstadien sich nicht nachweisen ließen. Es liegt vielmehr meiner Ansicht nach hier der Fall einer Intercalation eines präbrachialen Segmentes vor, wodurch der ganze Plexus weiter nach hinten gerückt scheint. Zu Gunsten dieser Ansicht kann ich namentlich noch ein Moment hervorheben: das Verhalten der Wirbelsäule. Es gehen nämlich mit Umbildungen von Wirbeln keine Veränderungen im Nervensystem vor sich und andererseits brauchen auch Veränderungen des Plexus nicht die charakteristische Gliederung der Wirbelsäule zu ändern. Wenn daher es sich nur um eine metamerische Umbildung des Plexus handelte, so wäre zu erwarten, dass das Verhalten der Wirbelsäule das gleiche geblieben und nur die Lagerung des Plexus um einen Wirbel nach rückwärts verschoben sei, wogegen, falls eine Intercalation eines präbrachialen Segmentes vorläge, das Verhalten der hintersten Halswirbel und die Beziehung der Spinalnerven des Plexus zu ihnen unverändert sein würde. Vergleichen wir nun wieder hierauf hin *D* und *K*, so sehen wir die zwei letzten Halswirbel in beiden Fällen mit Sternalrippen ausgerüstet und zwischen dem letzten Halswirbel und dem ersten Dorsal-

wirbel den distalen Spinalnerven des Hauptplexus entspringen. Es zeigen mithin die letzten Halswirbel sowohl wie die letzten Halsnerven absolut das gleiche Verhalten, was sich ungezwungen, wie mir scheint, nur durch die Annahme kompleter Homologie, und Intercalation eines präbrachialen Segmentes erklärt, wogegen die Annahme einer metamerischen Umbildung des Plexus weder thatsächlich erwiesen ist, noch auch das in beiden Fällen gleiche Verhalten der Wirbelsäule zu erklären vermag. Es müsste, wenn eine metamerische Umbildung des Plexus vorläge, angenommen werden, dass mit ihr gleichzeitig eine metamerische Umbildung der Wirbelsäule Hand in Hand gegangen sei und das ist meiner Meinung nach der schwächste Punkt der Hypothese von der metamerischen Umbildung der Plexus, denn die Thatsachen lehren, dass die Umänderungen der Wirbelsäule auf das Verhalten und die Lagerung der Plexus keinen Einfluss äußern.

Es erübrigt mir nun noch auf die von FÜRBRINGER über den Process der Intercalation geäußerten Ansichten einzugehen, da sich hier ein Missverständnis eingeschlichen hat, indem FÜRBRINGER meint, dass die von mir aufgestellten Begriffe der Inter- und Excalation »zu dem Postulate einer nachzuweisenden Inter- oder Expolation führten«. Diese Folgerung kann ich durchaus nicht als die meinige bezeichnen, da ich eben so wenig wie FÜRBRINGER bezweifele, dass die Anlage der Segmente beim Wirbelthier sich ganz regelmäßig in der Richtung von vorn nach hinten vollzieht, ohne nachträgliche Ein- und Ausschaltungen. Es dreht sich für uns nur um die Auffassung der eben angelegten Segmente, die nach der Ansicht von ROSENBERG und FÜRBRINGER doch wohl eine ursprüngliche absolute Homonomität darbieten müssten, während mir es wahrscheinlich ist, dass von Anbeginn an eine gewisse Heteronomität der Segmente besteht, schon zu einer Zeit mithin, wo sie noch nicht nachweisbar ist, und dass die Zahl der eine beliebige Region zusammensetzenden Segmente dabei eine variable sein kann. Die eine Annahme ist so gut eine hypothetische wie die andere, welche von ihnen aber die zutreffende sei, das wird sich nur indirekt erschließen lassen. Es freut mich hierin mich mit FÜRBRINGER einig zu wissen, in so fern er einräumt, dass es nicht für alle Fragen nothwendig und möglich sei auf ontogenetischem Wege den Beweis zu erbringen. Und unsere Fragen gehören eben zu jenen, welche nicht durch den Verfolg der Ontogenie des Individuum, sondern nur durch den Vergleich verschiedener Individuen einer Art zu erledigen sind.

Wenn es mithin keine Schwierigkeit bereitet sich den Inter- und Excalationsvorgang ontogenetisch als möglich vorzustellen, so kann ich auch in phylogenetischer Beziehung die von FÜRBRINGER geäußerten Bedenken nicht theilen. Glücklicherweise sind wir in dieser Beziehung nicht auf bloße Vermuthungen angewiesen. Unter den Säugethieren sind die Aplacentalien zweifelsohne die niedersten und zu ihnen gehören andererseits alle mesozoischen Säugethiere. Bei ihnen allen nun finden wir die Lumbodorsalregion aus 19 Wirbeln bestehen, von denen 17 präfurcale sind. Diese Verhältnisse dürfen wir um so eher für alle Säugethiere zum Ausgangspunkte nehmen, als sie fast in allen Ordnungen der Säugethiere noch in mehr oder weniger großem Umfange anzutreffen sind. Bei den Fledermäusen u. A. findet durch Excalation präfurcaler Segmente eine Verminderung der Anzahl der Lumbodorsalwirbel statt. Tritt nun bei einer mit nur 16 präfurcalen Lumbodorsalwirbeln versehenen Art der Fall ein, dass ein Individuum deren 17 besitzt, so ist hier im Verhältnis zu den anderen[1] ein Segment intercalirt und der ganze Vorgang erscheint als Atavismus und zwar als Restitutionsatavismus. Eben so gut wie hier durch Intercalation kann in anderen Fällen durch Excalation es zum Restitutionsatavismus kommen. Nicht unter den Begriff des Atavismus fallen hingegen die Fälle, in denen durch Inter- und Excalation ein bei den Stammformen nicht vertretenes Verhalten resultirt. Es ist mir nicht verständlich warum ich mit einer solchen Annahme nicht mehr auf dem Boden der Descendenztheorie stehen solle. Es ist doch wohl ganz begreiflich, dass den Fledermäusen und den Vögeln und Fröschen ein kurzer Rumpf eben so vortheilhaft sein muss als den extremitätenlosen Sauriern und den Schlangen ein langer. Die Annahme, gegen die sich FÜRBRINGER sträubt, scheint mir daher die zu sein, dass eben dabei ein Thier im Verlaufe seiner Wirbelsäule einen Wirbel besitzen könne, der dem anderen fehlt, resp. der überhaupt kein Homologon bei demselben besitzt. Ich gestehe zu, dass diese Annahme zunächst frappiren kann, nicht aber, dass sie mit den durch die Descendenzlehre für die vergleichende Anatomie geschaffenen Grundlagen unvereinbar sei. Denn es ist nicht ersichtlich warum für die Vertebraten principiell andere Verhältnisse sollten angenommen werden als für die Evertebraten, oder warum bei den Antimeren es möglich sein

[1] Als »normal« habe ich das Verhalten angesehen, welches bei einer beliebigen Art am häufigsten angetroffen wird.

sollte, dass das eine Individuum ein oder mehrere Antimeren besitzt, die bei anderen kein Homologon haben, bei den Metameren aber nicht. Für die Antimeren aber erscheint uns eine solche Annahme einer nicht existirenden Homologie gewisser Antimeren — Anhomologie könnte man das Verhältnis nennen — zulässig und nothwendig. So ist z. B. bekannt, dass für die Echinodermen, lebende so gut wie fossile, die Fünfzahl die typische ist. Nun kommen aber nicht selten Individuen und selbst Arten vor, bei denen mehr Antimeren existiren. In vielen Fällen, so namentlich bei Ophiactis, handelt es sich dabei um normale Theilungs- und Regenerationsvorgänge (Schizogonie), in anderen aber, so bei gewissen lebendig gebärenden Ophiuren, haben nach Lütken bereits die Embryonen die abnorme Antimerenzahl. Solche achtstrahlige Ophiuriden haben also im Vergleiche zu den fünfstrahligen drei anhomologe Antimeren. Ist aber bei Antimeren die Anhomologie möglich, warum sollte sie bei Metameren undenkbar sein? Ich glaube nicht, dass Fürbringer im Rechte ist, wenn er a priori eine solche Möglichkeit von der Hand weisen zu dürfen glaubt, und die Annahme derselben würde unabweisbar, wenn es mir gelingen sollte, die Begriffe der Inter- und Excalation in die Wissenschaft als berechtigte Faktoren einzubürgern. Hierfür Weiteres zu thun, dazu hätte mir die Arbeit Fürbringer's zwar noch vielen Anlass gewährt, allein ich verzichte darauf an dieser Stelle, eine Fortführung meiner bezüglichen Untersuchungen für spätere Zeit mir vorbehaltend, indem ich glaube, erst das Urtheil anderer nicht direkt betheiligter Forscher abwarten zu sollen, um so mehr, als ich bereits von weiteren in Aussicht stehenden, noch dazu dem von mir vertretenen Standpunkte sich anschließenden Arbeiten weiß.

Leipzig, den 3. August 1879.

Kleinere Mittheilungen.

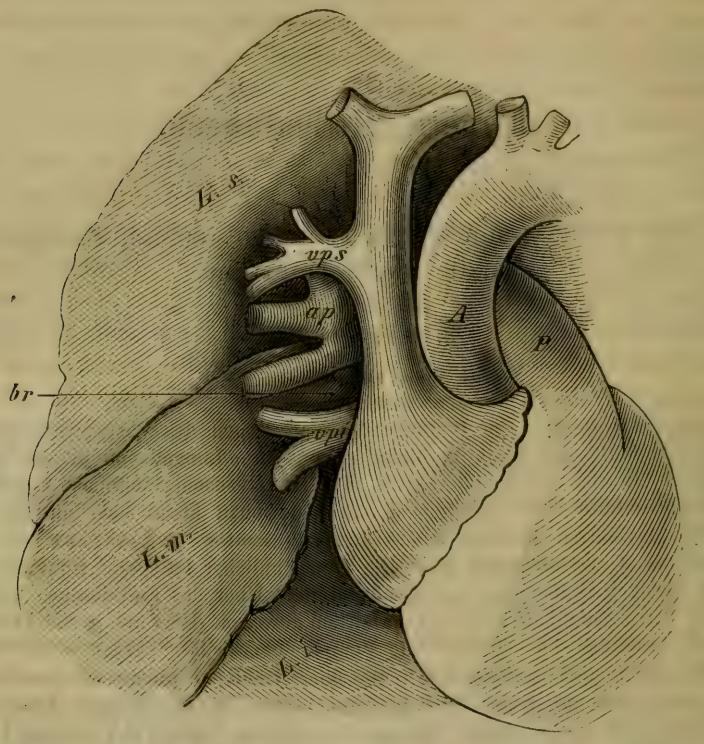
Ein Fall von Einmündung der oberen rechten Lungenvene in die obere Hohlvene.

Mitgetheilt von
C. Gegenbaur.

Mit einer Holzschnittfigur.

Zu den seltensten im Bereiche der Variationen des Venensystemes vorkommenden Fällen gehört die Verbindung der rechten Lungenvene mit der oberen Hohlvene. In der von W. KRAUSE in dem HENLE'schen Handbuche gegebenen Zusammenstellung der Varietäten der großen Venen findet sich nur ein Fall aufgeführt, welchen MECKEL in den Tabulae anatom. pathol. (Fasc. II. 1820 Taf. IX Fig. 2) veröffentlicht hat. Ein ganz ähnlicher Fall kam vor zwei Jahren im hiesigen Präparirsaal zur Beobachtung. Über das Individuum, welches der Fall betraf, ist nichts Näheres zu ermitteln gewesen. Herz und große Arterienstämme verhielten sich normal. Die Ventrikeloberfläche zeigt unter der Serosa ziemlich reichliche Fettablagerung. Die obere Hohlvene nimmt wie gewöhnlich die Vena azygos auf, welche sich in deren hintere Wand einsenkt. Etwas weniges unterhalb dieser Stelle tritt aus dem oberen Lappen der rechten Lunge ein kurzer Venenstamm hervor und senkt sich in die obere Hohlvene ein. Es ist die rechte obere Lungenvene. Sie setzt sich am Lungenhilus aus mehreren kleinen Venen zusammen, und ganz nahe an ihrer Verbindung mit der V. cava tritt von oben her noch ein kleines Venenstämmchen in sie ein. So weit es untersucht wurde verzweigen sich die am Hilus ausgetretenen Venen in der Lunge mit den betreffenden Ästen der Lungenarterie (*ap*) in gewöhnlicher Weise. Auch die Bronchialverzweigung bietet nichts abweichendes dar. Die rechte untere Lungenvene verhält sich gleichfalls normal. In der Figur ist nur der aus dem mittleren Lappen kommende Theil (*vpi*) sichtbar. Die bestehende Einrichtung bedingt eine Einleitung des aus dem oberen rechten Lungenlappen rückkehrenden Blutes in die V. cava superior, und die Mischung des Körpervenenbluts des rechten Herzens mit arteriellem Blute, so dass also durch die Lungenarterie nicht rein venöses Blut, sondern gemischtes Blut den Lungen zugeführt wird, ist Folge der gegebenen Einrichtung. Dadurch ist aber keine wesentliche Störung der Cirkulation hervorgerufen, der große Kreislauf erhält nur arterielles Blut, und sendet nur Venenblut zurück. Nur eine quantitative Änderung besteht, in so fern das Blut der Körperarterien nicht durch das ganze aus den Lungen rückkehrende Blutquantum vorgestellt wird. Ein Lungenlappen ist in Bezug auf den Körperkreislauf seiner Funktion entzogen, liefert

kein in den Körperkreislauf übergehendes Blut. Meckel spricht (l. c. pag. 2) von einer in seinem Falle bestehenden Erweiterung des rechten Ventrikels. Ich habe nichts davon wahrgenommen. Wenn aber Meckel diese Erweiterung als



Herz mit großen Gefäßstämmen und dem Hilus der rechten Lunge, welche zurückgeschlagen ist. *A* Aorta. *P* Pulmonalarterie. *vps* Rechte obere Lungenvene. *vpi* Ein Theil der rechten unteren Lungenvene. *Ls* Oberer, *Lm* mittlerer, *Li* unterer Lappen der rechten Lunge. *br* Ein Ast des rechten Bronchus.

eine mechanische Folge des bestehenden anatom. Verhaltens bezeichnet, so ist das doch nicht sofort zuzugeben, denn es gelangt nicht mehr Blut als im normalen Zustande in den rechten Ventrikel. Nur scheinbar ist durch die Verbindung der Cava mit einer Lungenvene eine vermehrte Zufuhr gegeben, da dieses Blutquantum jeweils dem Körperkreislaufe entzogen ist. Um so viel als dieses Quantum beträgt, ist das Körpervenenblut im Vergleich mit dem normalen Befunde gemindert, und so ergiebt sich bezüglich der dem rechten Herzen zugeführten Blutmenge eine Kompensation. In wie fern in dem Verhalten der normal fungirenden übrigen Theile der Lunge kompensatorische Einrichtungen bestanden, muss dahingestellt bleiben. Äußerlich war nichts darauf hinzielendes wahrnehmbar.

Die Beziehung des Falles auf embryologische Befunde des Gefäßsystems ist bis jetzt nur vermuthungsweise auszusprechen. Das Verhalten deutet auf einen Zustand, in welchem die Lungengefäße noch nicht von den Körpergefäßen gesondert waren, und eine Lungenvene in den rechten Ductus Cuvieri ein-

mündete. Ob auch die andern Lungenvenen ursprünglich in die Cuvier'schen Gänge münden ist fraglich, aber es können doch die beiden Fälle als ein Fingerzeig für ein solches Vorkommen gelten, wenn man nicht zur Annahme einer Wanderung der primitiven Mündung der rechten oberen Lungenvene etwa zur Zeit da der gesammte Venenapparat sich in einen Sinus venosus vereinigt, sich gezwungen sehen will. Jedenfalls ist ein sehr früher Zustand der Ausgangspunkt der Variation, und damit stimmt auch die große Seltenheit des Vorkommens.

In Sachen der Planorbis-Entwicklung.

Von C. Rabl.

Prof. Ray Lankester hat im Januarhefte des »Quart. Journ.« einige kurze Bemerkungen über meine Abhandlung über Planorbis-Entwicklung veröffentlicht, die mich zu ein paar Gegenbemerkungen veranlassen. Ray Lankester sagt, die ihm übersandten Schnittpräparate seien seiner Angabe, dass der Enddarm von einer Gruppe von Zellen, die dem Urmundrande anhängen, entstehe, eben so günstig (»equally favorable«), als der meinigen, dass er durch eine Ausstülpung des Mitteldarms seinen Ursprung nehme. Ich kann dies nicht zugeben. An keinem Präparate ist etwas zu sehen, das nur im geringsten zu der Annahme berechtigte, der Enddarm wäre zu irgend einer Zeit zu dem Urmunde in genetischer Beziehung gestanden. Von einem Urmund oder auch nur einem noch so geringen Reste desselben ist an der Stelle, an welcher der Enddarm die Haut berührt, nicht die Spur zu sehen. Der Enddarm berührt zwar die Haut, wie dies auch aus meinen Abbildungen zu ersehen ist, verschmilzt aber nicht mit ihr, wie dies doch wohl der Fall sein müsste, wenn er aus einigen dem Urmundrande anhängenden Zellen entstände. Übrigens besitze ich auch eine Serie durch einen sehr jungen Planorbis-Embryo mit noch ungestörter bilateraler Symmetrie und ohne Enddarm und habe keinen Grund anzunehmen, dass an der kritischen Stelle ein Schnitt ausgefallen oder sonst wie verloren gegangen sei. — Ray Lankester bemerkt, dass meine Zeichnungen nach den Schnitten »perfectly accurate« seien; er nimmt also offenbar an, dass einige Zeichnungen nach aufgehellten Embryonen dies nicht sind. Aber mit welchem Rechte? Ich habe alle Zeichnungen mit möglichster Sorgfalt und Genauigkeit angefertigt und es ist mir ganz unverständlich, warum ich die Schnitte genau, die aufgehellten Embryonen ungenau gezeichnet haben sollte.

Ferner ist von Prof. Hermann Fol im Januarhefte der »Arch. de Zool. expérim.« der Anfang einer Abhandlung über Pulmonaten-Entwicklung erschienen. Fol lässt die Urniere durch Einstülpung aus dem Ektoderm entstehen; dabei hat er aber, wie aus einigen Figuren hervorgeht, offenbar den Kern der großen Urnierenzelle für das Lumen der Einstülpung, das Protoplasma derselben für die Wand des eingestülpten Säckchens gehalten! Fol lässt ferner den unteren Urnierenschenkel zu jeder Zeit nach außen münden; ich habe aber meine Schnittserien und die Präparate aufgehellter Embryonen wieder aufmerksam geprüft und nirgends eine Ausmündung gefunden. Im Gegentheile sehe ich sogar an einem Präparate den unteren Urnierengang mit trichterförmiger Öffnung in die Leibeshöhle ragen. — Auch im Übrigen stimmen Fol und ich sehr wenig mit einander überein. Fol's Abhandlung entspricht, meiner Ansicht nach, weder in Beziehung auf die Untersuchung der Furchung und Keimblätter-

bildung, noch in Beziehung auf die Ableitung der Organe aus den Keimblättern, noch endlich in Beziehung auf die Untersuchung des histologischen Baues der Organe selbst, den Anforderungen, welche gegenwärtig an eine entwicklungsgeschichtliche Abhandlung gestellt werden und gestellt werden müssen. — Die Vorwürfe, die Fol gegen Haeckel, mich und Andere schleudert, sind so unwürdig und ungerecht, dass sie eine Erwiederung nicht gestatten. Auf solche Angriffe ist Schweigen die beste Antwort.

Besprechungen.

Drei anatomische Lehrbücher.

1. Krause, C. F. Th. Handbuch der menschlichen Anatomie. Dritte, neu bearbeitete Auflage.

   Durchaus nach eigenen Untersuchungen bearbeitet von W. Krause. Zwei Bände, Hannover, Hahn'sche Buchhandl. 1876—79. Erster Band, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Zweiter Band, Specielle und makroskopische Anatomie.

2. Pansch, Ad. Grundriss der Anatomie des Menschen.

   1. Abth. 1.—3. Heft. Berlin, R. Oppenheim. 1879.

3. Schwalbe, G. Lehrbuch der Neurologie.

   Zugleich als zweite Abtheilung des zweiten Bandes von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

   Erste Lieferung. Erlangen, Besold 1880.

Mit der neuen Herausgabe des C. F. Th. Krause'schen Handbuches durch Krause wird nicht nur ein mit Recht sehr geschätztes Werk wieder zugänglich, sondern dieses Werk erscheint auch mit all' den Bereicherungen ausgestattet, welche der Umfang der Anatomie während der letzten Decennien erfuhr. Die beiden das Werk bildenden Bände umschließen in der That eine Fülle von Material, zu dessen räumlicher Bewältigung es freilich im ersten Bande reichlich verwendeter, dem Auge wenig wohlthätiger Diamantschrift bedurft hat. Weniger können wir uns mit der Vertheilung des Stoffes auf die beiden Bände einverstanden erklären in so fern der erste die »allgemeine und mikroskopische Anatomie«, der zweite die »makroskopische Anatomie« umfasst. Wenn das was als allgemeine Anatomie bezeichnet wird, das Allerspeciellste begreift, so ist das eben keine allgemeine Anatomie. Auch das sei bemerkt, dass jene Anordnung weder dem Bedürfnisse des Unterrichts, der anatomischen Methodik, noch überhaupt irgend einer Art entspricht, in welcher jemand anatomisches Wissen sich beizubringen unternehmen wird. Der erste Band setzt einfach den zweiten voraus, indem er die im zweiten Band begründete Strukturlehre der Organe weiter ausführt, und den feineren Bau der Organe mit Hilfe der mikroskopischen Technik ermittelt. Die sorgfältige und ausführliche Behandlung des dem ersten

Bande zugetheilten Stoffes sichert ihm jedoch selbst ohne jene Beziehung zum zweiten einen selbständigen Werth, und lässt ihn, wie auch der Separattitel andeutet, als ein und zwar treffliches Lehrmittel der feineren Anatomie erscheinen, welches eben so neben einem andern anatomischen Lehrbuche erfolgreich in Benutzung gezogen werden kann. Ausgezeichnet ausgeführte Holzschnitte fördern jenen Zweck.

Wenn wir so den ersten Band als etwas Selbständiges betrachteten, so folgt daraus dieselbe Auffassung auch für den zweiten, in welchem so recht eigentlich die neue Auflage des vom Vater KRAUSE geschaffenen Werkes besteht. Dass wir es in diesem Buche mit einer völlig neuen Bearbeitung zu thun haben, bedarf kaum einer Erwähnung. Durch genaue Mittheilung von Maßen und Gewichten der Theile ist der besondere Vorzug des älteren Werkes erhalten geblieben, durch Zugabe von Holzschnitten den zeitgemäßen Anforderungen entsprochen. Nur das Eine möchten wir ausstellen, dass zur Illustrirung des osteologischen Theils größtentheils die zu andern Organsystemen gehörigen Figuren benutzt sind. Solche Darstellungen können keinen Ersatz bieten für Figuren, welche nur das zunächst zur Kenntnis zu Bringende wiedergeben, und das Augenmerk des Lernenden koncentriren. Wie das Skelet das Gerüst des Körpers abgiebt, so ist auch die genaue Kenntnis der Skelettheile der unerlässliche Untergrund für den Aufbau der übrigen Organsysteme und man wird daher behaupten dürfen, dass gerade in der Behandlung dieses Theiles am wenigsten gespart werden darf. — Beiden Bänden des Werkes sind sehr sorgfältig ausgearbeitete Register zugegeben, durch welche die Benutzung erleichtert wird.

PANSCH bietet in seinem »Grundriss« ein anspruchloses Compendium geringern Umfanges, welches mehr zur ersten Einführung in die Anthropotomie bestimmt ist. Es hält sich ausschließlich an die sogenannten makroskopischen Verhältnisse, und erläutert den Text durch überaus einfache Holzschnittfiguren. Minder voluminöse Compendien, die den Lehrstoff in gedrängter Kürze mit Hervorheben des Wichtigen und mit Hintansetzung alles unnöthigen Beiwerks behandeln, leisten bessere Dienste als umfassende Handbücher, in welchen der Anfänger durch die Menge der vielleicht kritiklos zusammengehäuften Details mehr verwirrt als belehrt und gleich beim Eintritte ins anatomische Studium in jenen Zustand versetzt wird, den das Sprichwort als »vor Bäumen den Wald nicht sehen« treffend bezeichnet. Wichtiger als den Umfang halten wir die Art der Behandlung, und diese ist hier lobenswerth. Sie nimmt auf Entwicklung Rücksicht, und zeigt eine gute Disposition, wenn auch unbeschadet der Kürze die wissenschaftliche Seite der Anatomie mehr in den Vordergrund hätte gestellt werden können. Wesshalb aber der Autor, wie auch KRAUSE, an der längst veralteten Trennung der Gelenk- und Bänderlehre von der Darstellung der Knochen noch festhält, können wir nicht begreifen. Der Knochen empfängt durch seine Verbindungen eine Reihe der wichtigsten Eigenthümlichkeiten. Diese sind nur aus dem Zusammenhange mit andern Skelettheilen verständlich, und in diesem Zusammenhange wird lebendig, was ohne ihn todt ist. Nur dadurch wird die trockene Knochenbeschreibung zur »Osteologie«, dass man sie auf wissenschaftlichen Boden stellt, und dieses geschieht durch Darstellung des Causalnexus, welcher zwischen Skelettheilen mit anderen Organen und damit der Gesammtorganisation sich erkennen lässt. Von diesem Causalnexus spricht sich ein guter Theil in den Artikulationen aus. Der einzelne Knochen tritt durch seine Verbindung in die Reihe der übrigen und lässt in

dieser Verbindung die Funktion erkennen, die er für den Organismus zu leisten bestimmt ist.

Mit dieser durchaus nicht ausschließlich auf das vorliegende Werkchen sich beziehen sollenden Bemerkung, möchten wir die Nützlichkeit des Unternehmens nicht herabgemindert wissen, und in der Überzeugung, dass das Buch sowohl Anfängern gute Dienste leisten, und besonders bei den Präparirübungen zur Gewinnung eines rascheren Überblicks mit Erfolg zu Rathe gezogen wird, wünschen wir demselben guten Fortgang.

Die von SCHWALBE begonnene Bearbeitung eines Theiles des unter dem Namen des HOFFMANN'schen Lehrbuches bekannten Werkes können wir in doppelter Hinsicht mit vieler Freude begrüßen, einmal, weil wir ein verbreitetes Lehrbuch in guten Händen wissen, indem wir annehmen, dass derselbe Anatom bei künftigen Auflagen auch den ersten Band und den ersten Theil des zweiten seiner Bearbeitung unterzieht, dann aber auch desshalb, weil durch jene Änderung das Werk sich vollständig zu einem originalen gestalten wird. Es war eine eigenthümliche Art, in der erste Auflage jenes Werkes in die Welt trat, als Übersetzung und theilweise Umgestaltung des vortrefflichen QUAIN'schen von SHARPEY und ALLEN THOMSON bearbeiteten Handbuches, dessen englische Autorschaft über Gebühr in den Hintergrund gedrängt war. Wir halten nicht bloß den wörtlichen Text, sondern auch Plan und Anlage eines Werkes, selbst die Auswahl der Illustrationen für geistiges Eigenthum, und wie auch innerhalb eines solchen erborgten Rahmens Veränderungen ausgeführt werden, Veränderungen, von denen hier nicht zu besprechen ist, ob sie als Verbesserungen gelten dürfen, so wird doch dadurch der Werth der ersten Autorschaft nicht abolirt. Von diesen peinlichen Betrachtungen, welche sich an die deutsche Bearbeitung von QUAIN's Elements of Anatomy knüpfen müssen, befreit uns das Unternehmen Professor SCHWALBE's, welches zugleich eine wichtige Aufgabe zu lösen begonnen hat, indem es die Anatomie des Gehirns einer gründlichen, auf eigene Untersuchungen gestützten Darstellung unterzieht. Bei dem bedeutenderen Umfange, welcher zunächst dem neurologischen Theil dieses Lehrbuches zugedacht ist, verspricht es ein Werk zu werden, welches den Anforderungen auch derer Genüge leistet, denen ein tieferes Eindringen in die Struktur des menschlichen Organismus Bedürfnis ist. Indem es aber die Behandlung wenigstens der äußeren Verhältnisse des Centralnervensystems »auf entwicklungsgeschichtlicher Basis« liefert, giebt es Zeugnis dafür, dass der Verfasser die Bedeutung nicht verkannt hat, welche der Entwicklungslehre heute zukommt, und zur Umgestaltung der anatomischen Disciplin auch in ihren Fundamenten Anlass giebt. Denn es wäre ein Irrthum zu glauben, dass es sich bei den Fortschritten einer Wissenschaft nur um deren Ausbau handle, dass die Vervollkommnung nur an der Peripherie vor sich gehe, die Grundlagen aber für alle Zeiten unverändert zu ruhen hätten, wie an einem Gebäude etwa dessen Mauerwerk erhalten bleibt, wenn auch im Innern Änderungen der Einrichtung, der Ausstattung und Dekoration vorgenommen werden. Das Wesen der Wissenschaft, die etwas Lebendiges ist, bedingt deren Veränderung nach Maßgabe der Einwirkungen, denen sie sich nicht entziehen kann. Ein solches Agens ist die Lehre der Entwicklung, welche auch die Anthropotomie durchdringt, und nicht länger ein todtes Anhangsgebilde derselben bleiben darf. C. G.

Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus.

Von

J. E. V. Boas,

aus Kopenhagen.

Mit Tafel XIII—XV und 3 Figuren in Holzschnitt.

Die nachstehende Arbeit, so wie eine später in diesem Jahrbuch erscheinende, mit dieser eng verbundene, über Conus und Arterienbogen bei den Amphibien, ist im anatomischen Institut zu Heidelberg ausgeführt worden. Ursprünglich von den Amphibien ausgehend, erstreckten die Untersuchungen sich allmählich weiter, erst auf die Dipnoi, nachher auch auf die Knochenganoiden. Die Untersuchungen über letztere habe ich im Ganzen nur so weit ausgeführt, als es für die Vergleichung mit den Dipnoi von Interesse war, wesshalb auch nicht in dem Titel besonders angegeben ist, dass die Abhandlung sich mit ihnen beschäftige. — Endlich habe ich im letzten Abschnitt einige Bemerkungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Dipnoi gemacht und dabei die Auffassungen ausgesprochen, die sich mir während der Arbeit aufdrängten, natürlich mit möglichster Berücksichtigung der sonst für diese kleine Thiergruppe bekannten Thatsachen.

Indem ich hiermit diese kleine Arbeit dem wissenschaftlichen Publikum übergebe, sei es mir erlaubt, meinem Lehrer, Professor Carl Gegenbaur, meinen wärmsten Dank für seine unermüdliche Theilnahme, seine stetige Anregung auszusprechen. Auch für die Liberalität, womit er mir so seltenes Material zu Gebot stellte, kann ich ihm nicht genug dankbar sein.

1. Das Herz (und der Conus).

Bevor wir zur Beschreibung des Herzens bei Ceratodus übergehen, betrachten wir zuerst dasjenige der Knochenganoiden.

Lepidosteus (platystomus).

Das Herz von Lepidosteus ist beinahe ganz symmetrisch. Vom Sinus venosus bemerken wir, dass nur die linke obere Hohlvene in ihn einmündet, die rechte obere Hohlvene mündet getrennt ins Atrium.

An der Grenze zwischen Sinus und Atrium befinden sich einige Gebilde, die zweifellos als Klappen fungiren; ein paar finde ich mehr klappenförmig, andere sind Knoten; zwei der letzteren sind in der Fig. 1 durchschnitten abgebildet, eins der ersteren sieht man an der Wand. Diese Gebilde sind bindegewebiger Natur; eigentliche Klappen sind es doch nicht: es gehen keine bindegewebigen Fädchen zur Wand, vielmehr stehen die Klappen mit den Muskelfäden des Atrium in Zusammenhang.

Das Atrium ist hinten breit, breiter als der Ventrikel, vorn[1] zugespitzt. Seine Wände sind mit einem Netzwerk von Trabekeln versehen, die vordere Partie derselben ist sogar ganz dick und schwammig. Die distale Partie seiner nach unten gerichteten Wand (ungefähr ein Drittel derselben) — man beachte wohl diesen Punkt — ist in der Mittellinie mit der Wand des Conus, der in einer Furche des Atrium liegt, fest, untrennbar verwachsen, nicht etwa — wie z. B. bei den anuren Amphibien — durch loses Bindegewebe mit demselben verbunden; die Wand des Atrium ist an dieser Stelle so dünn, dass man auf einem Durchschnitt Mühe hat sie zu erkennen. Eine Folge dieser Lagerung ist es, dass die hinteren Ränder der dorsalen Wand des Conus und der ventralen Wand des Atrium eine scharfe Kante bilden, und nur durch einen winzig kleinen Theil der Ventrikelwand von einander geschieden sind, während gewöhnlich bei den Fischen ein größeres Stück der Ventrikelwand zwischen beiden liegt. — An der Grenze zwischen Atrium und Ventrikel finden sich mehrere Klappen, auf der genannten scharfen Kante — also ventral — eine, auf der dorsalen Seite nicht weniger als fünf, einander nahe sitzend, von der ventralen Klappe etwas mehr getrennt. Alle sind echte Taschenklappen.

[1] Vorn = kopfwärts, hinten = caudalwärts, oben = dorsal, unten = ventral. Proximal wird = vorne, distal = hinten gebraucht.

Der Ventrikel ist ungefähr birnförmig; er hat einen centralen Hohlraum, von welchem eine sehr große Zahl kleinerer und größerer Kanäle in die spongiöse Wand verläuft.

Im Conus finden wir 8 Querreihen von Klappen. Die Klappen sind auch in Längsreihen angeordnet. Von solchen finden sich 4 vollständige, die von einem Ende des Conus bis zum anderen gehen. Von weniger ausgebildeten Längsreihen finde ich ebenfalls vier: die Klappen in diesen Reihen sind kleiner, die Reihen erstrecken sich nicht gleichmäßig durch den ganzen Conus. In einer derselben sind die hinteren Klappen die kleineren, in den anderen drei die vorderen. Von den Klappen der vier Haupt-Längsreihen sind die sieben hinteren ungefähr gleich groß, — werden jedoch wohl nach hinten zu ein bischen stärker — die vordersten größer. Vom freien Rand der Klappen gehen — auch von der Mitte derselben — feine Fädchen aus, die sich hauptsächlich auf der nächst vorhergehenden Klappe befestigen — natürlich die vorderste Klappe jeder Längsreihe ausgenommen. Die Klappen, namentlich der Hauptreihen, sehen stark ins Lumen des Conus hinein. Die der vordersten Querreihe heften sich zum Theil im Truncus[1] an. Wie man aus der Beschreibung verstehen wird, bilden die Klappen im Conus des Lepidosteus eigentlich zusammen Längswülste, namentlich ist dies mit den Haupt-Längsreihen der Fall.

Polypterus (bichir).

Bei dieser Gattung können wir uns kurz fassen; denn in der Hauptsache finden wir eine Wiederholung der bei Lepidosteus obwaltenden Verhältnisse.

Beide obere Hohlvenen münden separat ins Atrium, so dass durch den Sinus venosus eigentlich nur das Blut der Lebervenen (und der Pulmonal- [Schwimmblasen-] Venen) geht. Die klappenartigen Gebilde an der Grenze von Sinus venosus und Atrium sind stärker entwickelt als bei Lepidosteus, springen als dicke unregelmäßige Knoten ins Lumen des Atrium ein.

Äußerlich und innerlich ist das Atrium dem von Lepidosteus ähnlich. Die hintere Hälfte von dessen ventraler Wand ist der Conus-

[1] Stöhr (Conus arter. d. Selachier und Ganoiden, diese Zeitschr. Bd. II) giebt eine gute Figur des Conus einer anderen Lepidosteus-Art mit etwas zahlreicheren Längsreihen, doch mit derselben Zahl von Hauptreihen; auch das Verhalten der vordersten Querreihe zum Truncus wird abgebildet aber nicht erwähnt. Die feinen Fädchen vom Rande der Klappen sind übrigens weit zahlreicher als die von Stöhr abgebildeten.

Wand angewachsen, so innig, dass man kaum an dieser Stelle von einer selbständigen Atrium-Wand sprechen kann. Die Wand des Atrium und des Conus, sammt einem sehr kleinen Theil der Ventrikel-Wand, bilden eine ähnliche Kante wie bei Lepidosteus. Es finden sich dieselben sechs Atrioventricularklappen wie bei Lepidosteus; zwei von den fünf dorsalen waren jedoch beim untersuchten Exemplar beinahe mit einander verschmolzen. Der Ventrikel ist etwas kürzer, sonst ähnlich jenem von Lepidosteus gebaut.

Im Conus finde ich 3 Haupt-Längsreihen von Klappen, in jeder Reihe 9 Klappen; ferner drei Längsreihen kleinerer Klappen ebenfalls mit 9 Klappen in jeder Reihe[1]; die eine dieser Längsreihen ist übrigens stärker als die zwei anderen. In den Hauptreihen ist die vorderste Klappe die stärkste. Die Klappen, namentlich der Hauptreihen, springen sehr stark ins Conus-Lumen hinein. Einige verhalten sich fast ganz wie bei Lepidosteus, doch sind wohl immer die Fädchen weniger hervortretend. Andere verhalten sich so, dass man — wenn man von diesen ausgehen wollte — sagen könnte, ihre dünneren Seitentheile hätten sich bei Lepidosteus in Fädchen aufgelöst, sie nähern sich mehr den Klappen, die man bei Selachiern, Acipenser, Amphibien gewöhnlich findet, bei denen eine deutlich verdickte Mittelpartie und zwei dünnere Seitenpartien auftreten; während, wie schon gesagt, bei Lepidosteus diese letzteren durchweg in Fädchen aufgelöst sind.

Amia (calva).

Auch bei dieser Gattung finden sich klappenartige Gebilde an der Grenze zwischen Sinus und Atrium, diese sind aber flach und lange nicht so hervortretend wie beim vorigen Genus.

Das Atrium ist mit dem Conus verwachsen, aber nur auf einer kleinen Strecke — ein Schritt zu den Teleostiern hin, bei denen die zwei Gebilde von einander getrennt sind. Von Atrioventricularklappen finden sich außer der ventralen nur drei dorsale, was ohne Zweifel so aufzufassen ist, dass zwei der dorsalen jederseits verschmolzen sind. Der Ventrikel ist kürzer, aber sonst dem der anderen ähnlich.

Im sehr kurzen Conus finde ich vier Längsreihen von Klappen, jede Reihe mit drei Klappen; an zwei Reihen sind sie bedeutend

[1] Johannes Müller giebt in seiner Abhandlung Über d. Bau u. die Grenzen d. Ganoiden (Abh. d. Berl. Akad. aus d. J. 1844 [1846]) für zwei dieser Reihen eine kleinere Zahl an. Einige der Klappen finde ich auch so winzig klein, dass es wohl möglich ist, dass Müller sie übersehen hat.

kleiner als die entsprechenden der anderen zwei. Die zwei unteren Klappen in jeder Reihe sind breite einfache Taschenklappen mit wenigen Fädchen: die vorderste Klappe ist sehr groß, namentlich die der zwei stärkeren Längsreihen. Diese Klappen erstrecken sich übrigens weit über die leicht kenntliche Grenze zwischen Conus und Truncus in diesen hinein (vergl. Lepidosteus); von den Seitenrändern der zwei großen geht eine ungeheure Zahl von Fädchen mit einander verwebt und zusammengewachsen — oder wohl richtiger: eine durchbrochene Platte — jederseits zu der Wand[1] (ähnlich verhalten sich die vordersten Klappen von Lepidosteus). Außer der Teleostier-Ähnlichkeit, die in Zahl und Ausbildung der Conus-Klappen liegt (die auch von Stöhr l. i. c. hervorgehoben worden ist), kann ich nicht umhin den Umstand hervorzuheben, dass die hintere erweiterte Partie des Truncus — die der Amia unter den Ganoiden allein zukommt — wohl ohne Zweifel dem Bulbus arteriosus der Knochenfische entspricht und somit eine weitere Übereinstimmung mit diesen darbietet.

Ceratodus.

Im Herzen, wie in vielen anderen Stücken, schließt Ceratodus sich an die Knochenganoiden, zeigt aber gleichzeitig tiefe, durchgreifende Veränderungen. Den wohl am meisten veränderten Conus werden wir zuletzt betrachten, und wenden uns jetzt zu der Betrachtung der übrigen Theile des Herzens.

Man denke sich, dass das hinter der Einmündung des Sinus venosus liegende Stück der Atrium-Wand (α—β) in der Lepidosteus-Figur sich allmählich stark verkürzt habe. Wie man begreift, werden dann die klappenähnlichen, an der hinteren Partie der Mündung des Sinus liegenden Gebilde den dorsalen Atrioventricularklappen genähert sein. Man denke sich jetzt, dass jene, die, wie man sich erinnert, schon bei Polypterus stark entwickelt waren, mit diesen verschmelzen, dass aus ihrer Verschmelzung ein dicker länglicher Wulst resultirt, der ins Atrium hineinragt und dieses gewissermaßen unvollkommen theilt, und man hat eine der Seiten, worin das Herz von Ceratodus vor demjenigen der Knochenganoiden sich auszeichnet.

---

[1] Man vergl. die Beschreibungen von Franque (Nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam, Berlin 1847) und Stöhr (Con. d. Sel. u. Gan., diese Zeitschrift Bd. II), so wie die Figur des ersteren, wo jedoch die Grenze zwischen Conus und Truncus nicht erkennbar ist; sonst ist sie ganz gut.

Man denke sich zweitens, dass im Sinus venosus eine Längs-Scheidewand auftritt, die denselben in zwei ungleiche Partien theilt, eine für das aus den Lungenvenen kommende Blut, die andere für die übrigen Venen. Die erstere, im Vergleich mit der letzteren sehr kleine Abtheilung erscheint als eine Fortsetzung der unpaaren Lungenvene, ist, wenn man den Haupt-Sinus nicht aufschneidet, nicht sichtbar, und erscheint als ein starkes Gefäß, das der linken Sinus-Wand angewachsen ist; sie mündet ins Atrium an der linken Seite der oben erwähnten wulstförmigen Anschwellung (vergl. Fig. 2 u. 3).

Das Atrium ist übrigens kürzer als bei Lepidosteus und Polypterus und in seiner vorderen Partie mit vielen Trabeculae carneae versehen; in der hinteren Partie, nahe dem Übergang in den Ventrikel ist es dagegen — eben so wie bei Lepidosteus — ziemlich glatt. An der Grenze von Sinus und Atrium finden sich dorsal klappenähnliche Gebilde. Die ventrale Wand des Atrium ist auch hier mit dem Conus recht intim verbunden, doch nicht so wie bei Lepidosteus und Polypterus; die Hauptsache: dass von der dorsalen Wandpartie des Conus und von der ventralen des Atrium sammt einem sehr kleinen Theil der Ventrikelwand eine scharfe Kante gebildet wird, finden wir auch hier. (Man vergl. die Fig. 2 u. 3.) Atrioventrikularklappen fehlen als solche gänzlich; die ventrale ist eingegangen; was aus den dorsalen geworden ist, habe ich schon oben erwähnt.

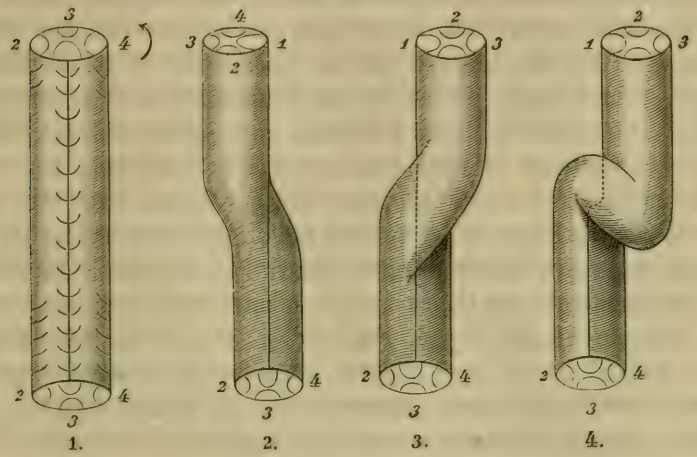
Der Ventrikel ist kurz und dick, vom gewöhnlichen spongiösen Bau. Der genannte fibröse Wall, der ins Atrium hineinragt, erstreckt sich ziemlich in den Ventrikel hinein und theilt gewissermaßen auch diesen unvollkommen; er heftet sich natürlich an die Muskulatur des Ventrikels; dass aber, wie angegeben worden ist, ein besonderer Muskel sich an ihn heften sollte, ist nicht der Fall.

Wenden wir uns nun zum Conus. Um diesen zu verstehen, wird eine einfache Beschreibung nicht genügen; wir müssen gewissermaßen einen Umweg machen.

Man denke sich ein einfaches gerades Rohr, in welchem vier Längsreihen von Klappen sich finden, von welchen aber nur eine, aus stärkeren ins Lumen einspringenden Klappen bestehend, vollständig ist, während die anderen drei in der Mitte des Rohres unterbrochen sind (Holzschnitt A, Nr. 1). Man denke sich dann das untere Ende feststehend, während das obere in der Richtung des Pfeiles gedreht wird, so aber, dass die vollkommene Klappenreihe oder eine durch sie gelegte Linie unbeweglich bleibt, die Achse der Bewegung darstellend; nach einer Drehung von 90° haben wir das Bild Nr. 2.

nach einer von 270° das Bild Nr. 3. Man denke sich schließlich die ganze Spirale ein bischen zusammengeschoben, so dass die Achse einen Knick bekommt, und man hat das Stadium Nr. 4. Der Conus von Ceratodus entspricht der Hauptsache nach diesem Bild. Er stellt

Fig. A.



ein spiralig gewundenes Rohr dar, das noch dazu ein bischen zusammengeschoben ist, so dass die Achse geknickt erscheint. Längs der Achse — die längs der Mitte der ventralen Fläche des distalen Theiles und längs der rechten Seite des proximalen Theiles des Conus liegt, vergl. den Holzschnitt A Nr. 4 — findet sich eine aus 8 Klappen gebildete Längsreihe[1]; die zwei vordersten springen nicht besonders ins Lumen vor, die 6 hinteren aber um so mehr; diese 6 Klappen hat man bisher irrig als eine einheitliche Falte aufgefasst. Die ganze Reihe von 8 Klappen wollen wir, um kurz zu sein, Longitudinalfalte nennen.

Die vorderste der 8 genannten Klappen ist Glied einer vordersten aus vier ungefähr gleichen Klappen bestehenden Querreihe; die zweite ist Glied einer ähnlichen ebenfalls aus vier, aber kleineren Klappen bestehenden Querreihe. Die 5 hintersten Klappen der Longitudinalfalte sind Glieder eben so vieler Querreihen, jede aus ungefähr 8 Klappen bestehend. Diese Klappen sind aber keineswegs

[1] In dem einen untersuchten Exemplar — das Herz war frisch ausgenommen worden und in absoluten Alkohol gelegt, desshalb stark zusammengezogen — war eine der hinteren Klappen jedoch sehr undeutlich.

gleichwerthig, indem diejenigen Klappen, die zugleich Glieder der Longitudinalfalte sind, weit stärker als die anderen, sehr kleinen, Klappen sind. Wir haben somit im Conus im Ganzen 8 Querreihen, die zwei ersten jede aus 4 Klappen bestehend, die dritte nur aus einer Klappe, die fünf letzten jede aus ungefähr 8.

Die Klappen der ersten Reihe sind echte, einfache, etwas längliche Taschenklappen; von deren Rand gehen keine Fädchen ab. Im Ganzen sind sie den Klappen der vorderen Reihe im Conus der Amphibien[1] sehr ähnlich, jedoch ist eine Mittelkante nicht so scharf ausgeprägt. Ihre hintere Partie ist durch eine seichte Furche halb abgesondert; vielleicht (?) kann man hierin eine Andeutung einer rückgebildeten Querreihe von Klappen finden. Gleich nach der ersten Reihe folgen die Klappen der zweiten Reihe; diese sind kurze Taschenklappen, von deren Rande Fädchen zur vorhergehenden Klappe gehen. Die bei ausgebreitetem Conus an der rechten Seite der Longitudinalfalte sitzende Klappe (vergl. Fig. 9, Nr. 4[2]), ist in beiden Exemplaren größer als die drei anderen und springt ziemlich stark vor. Auf die drei Klappen dieser Querreihe folgt ein großer Zwischenraum; hier sind offenbar Klappen ausgefallen, nach dem Verhalten der Longitudinalfalte jedoch wahrscheinlich nur Glieder einer, der dritten Reihe; hier hat dann der Conus sich mächtig ausgedehnt.

Das dritte Glied der Longitudinalfalte, das einzige Glied der dritten Querreihe, liegt eben da, wo die Achse geknickt ist und desshalb etwas quer. Es ist eine ziemlich lange (Fig. 9, 1[3]) stark vorspringende Klappe mit sehr kleinem Hohlraum. Die folgende eben am vorderen Ende des hinteren Abschnittes des Conus liegende ist eine breite aber auch nicht sehr kurze Klappe mit großem Hohlraum und wenigen Fädchen vom Rande (Fig. 10); sie hat offenbar eine wichtige Bedeutung für die Verhinderung einer Zurückstauung des Blutes. Die vier letzten sind sehr kurz, aber breit und treten eben so wie die vorhergehende stark ins Conus-Lumen hinein. Von den freien Rändern der Klappen gehen Fädchen zu den vorhergehenden.

Die kleinen von Ray Lankester (l. i. c.) zuerst gesehenen Klappen in der hinteren Partie des Truncus treten alle nur wenig hervor. Es sind Taschenklappen größtentheils mit Fädchen vom Rande zur Wand oder zu vorhergehenden Klappen; an einigen, namentlich in der vordersten Reihe, fehlen solche Fädchen. Einige Klappen — man sehe

[1] Vergl. meine später in diesem Jahrbuch erscheinende Abhandlung über den Conus etc. der Amphibien.

z. B. die vordere Reihe in Fig. 10 — sind durch eine Einbuchtung von hinten zur Hälfte getheilt. Sie sind im Ganzen in Längsreihen angeordnet. Die normale Zahl der Klappen einer Querreihe ist ziemlich schwierig festzustellen. Im abgebildeten Fall — beim anderen Exemplar war es mir nicht möglich die Klappen sicher zu zählen, sie waren aber in ähnlicher Zahl wie hier vorhanden — sieht man im Ganzen 8 Klappen in der hintersten Reihe, von welchen jedoch die in der Figur rechts stehende, offenbar durch Verschmelzung zweier entstanden ist. In der nächsthintersten Reihe sind sogar 10 Klappen (das Glied der Longitudinalfalte natürlich mitgerechnet), in der dritten 7, in der zweiten 8, in der ersten nur 6 vorhanden.

Die Klappen im Conus von Ceratodus, namentlich die der Longitudinalfalte, bieten trotz aller Verschiedenheit doch sehr nahe Beziehungen zu denen von Lepidosteus und Polypterus. Sie ragen hier wie dort zum Theil in derselben Weise ins Lumen hinein, feine Fädchen gehen auch hier vom freien Rande zur Wand und zu den vorhergehenden Klappen.

Auf den Conus folgt ein ganz kurzer ungetheilter Truncus, durch seine dünnen Wände leicht vom Conus unterscheidbar; von seinem vorderen Ende gehen drei Paar Gefäße ab, vier ventrale, zwei dorsale: ein Schnitt durch diese Stelle erscheint ungefähr wie Fig. 11. Die vier ventralen sind die ersten und zweiten Kiemenarterien, die oberen Gefäße spalten sich je in zwei, die dritte und vierte Kiemenarterie, wovon letztere an der Ursprungsstelle innerhalb ersterer (medianwärts im Verhältnis zu dieser) liegt.

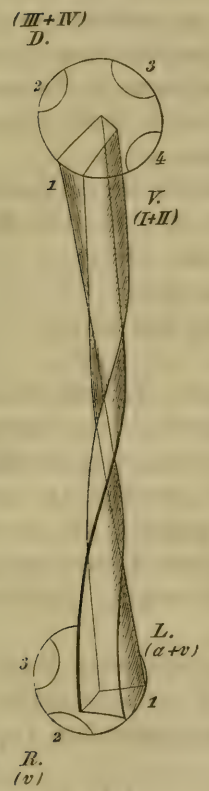
Es ist jetzt Zeit, einen Blick auf den eigenthümlichen Mechanismus des Herzens von Ceratodus zu werfen; er ist sehr einfach, zugleich aber steht er — mit Protopterus und wahrscheinlich Lepidosiren zusammen — sehr isolirt.

Wie man nach der oben gegebenen Beschreibung und den Figuren 2 u. 3 erkennen wird, geht das Blut, das aus der Lungenvene kommt, ins Atrium und von diesem in den Ventrikel an der linken Seite des fibrösen Walles. An derselben Seite muss aber noch außerdem Körpervenenblut einströmen, da die Lungenvene nur einen kleineren Theil der linken Seite des genannten Walles einnimmt (vergl. Fig. 4, die einen Schnitt durch den Sinus an der Grenze vom Atrium darstellt). Dieses Blut, das also gemischt, arteriell + venös ist, wird von der linken Seite des schwammigen Ventrikels so zu sagen aufgesaugt werden. Von der linken Seite des Ventrikels wird es in die linke Seite der unteren Abtheilung des Conus getrieben — der

ja durch die Longitudinalfalte unten eben in eine rechte und linke Partie abgetheilt ist.

Die Bedeutung der Windung des Conus und der damit in Zusammenhang stehenden Windung des freien Randes der Longitudinalfalte — die in so fern mit Recht als Spiralfalte bezeichnet werden kann, abgesehen davon, dass sie keine einfache »Falte«, sondern eine Klappenreihe ist — wird aus einer Betrachtung des nebenstehenden schematischen Holzschnittes erhellen Die Spiralfalte ist hinten in der Mittellinie an der ventralen Conus-Wand angeheftet, vorn dagegen seitlich und zwar rechts. Der Blutstrom (mit gemischtem Blut), der hinten an der linken Seite der Spiralfalte einkommt, wird auf seinem Weg durch den Conus gewissermaßen geschroben werden, so dass er vorn an der ventralen Seite der Spiralfalte ausläuft; und er wird von da aus in die erste und zweite Kiemenarterie getrieben werden, die also eine Blutmasse empfangen, die schon halb durchgeathmet ist.

Figur B.



R rechts, *L* links, *v* venös, *a* arteriell, *D* dorsal, *V* ventral, *I—IV* erste — vierte Kiemenarterie.

Das an der rechten Seite des fibrösen Walles ins Herz gelangende rein venöse Blut wird an der rechten Seite des hinteren Theils der Spiralfalte in den Conus einströmen und wird, wie es durch eine Betrachtung des Holzschnittes deutlich hervorgeht, in den dorsalen Theil des oberen Abschnittes des Conus gelangen und von da aus in die dritte und vierte Kiemenarterie, die also rein venöses Blut empfangen.

In die erste und zweite Kiemenarterie — wir wiederholen es — wird also eine gemischte Blutmasse strömen, in die dritte und vierte eine rein venöse; in die erste und zweite Kiemenvene wird Blut kommen, welches intensiver durchgeathmet ist, wie das in die dritte und vierte Kiemenvene gelangende. Zur völligen Erledigung dieser Sache ist es nöthig einige Punkte hervorzuheben, die erst im folgenden Abschnitt näher betrachtet werden sollen. Von der vierten Kiemenvene geht die Lungenarterie ab, die also eine Blutmasse

empfängt, die weniger durchgeathmet ist als diejenige, die in der durch die Vereinigung der ersten und zweiten sammt der dritten Kiemenvene entstehenden Aorta sich findet. Aus der Lunge kehrt das Blut zum Herzen zurück, geht in die erste und zweite Kiemenarterie, wird in den zwei ersten Kiemen wieder durchgeathmet und dann im Körper vertheilt. Dass die Carotis interna »reineres« Blut bekommt als die Aorta, liegt an der Hand (vergl. Fig. 19).

Wie man sieht stehen wir hier einem ganz originellen Princip gegenüber; die ganze Kombination erzielt und erreicht aber, dass in den Körperarterien eine sehr arterielle Blutmasse cirkulirt, dasselbe also was bei den höheren Wirbelthieren (Reptilien, Vögeln, Säugethieren) das Ziel weit komplicirterer Konstruktionen ist, dasselbe was bei den Anuren in ganz anderer Weise erreicht wird (bei den Urodelen dagegen kann, wie wir später sehen werden, von einer Scheidung zweier »Blutarten« kaum die Rede sein). Dass die hier angedeutete Scheidung des Atrium und des Ventrikels in zwei Abschnitte, einen arteriell-venösen und einen venösen, mit den Scheidungen bei den Amphibien etc. nichts zu thun hat, brauche ich kaum hervorzuheben. Die Beziehungen des Ceratodus-Herzens zu demjenigen der Amphibien werden wir übrigens in einer späteren Abhandlung betrachten.

Es erübrigt noch einen Punkt des Mechanismus des Ceratodus-Herzens zu betrachten. Wie man sich erinnert, fehlen Klappen an der Grenze von Atrium und Ventrikel; und ein Klappenverschluss ist doch nothwendig. Um zu verstehen wie ein solcher hergestellt wird, bitte ich Fig. 3 zu betrachten. Diese stellt den Durchschnitt eines Ceratodus-Herzens dar, das aus dem frischen Thiere ausgeschnitten und sofort in absoluten Alkohol gelegt wurde; es ist stark kontrahirt und man darf wohl annehmen, dass die Kontraktion einer natürlichen einigermaßen entspricht. Wir sehen dann, dass der fibröse Wall der ventralen Atrium-Wand genähert ist, und dass die durch Conus-Wand und Atrium-Wand zusammen gebildete scharfe Kante einer Einbuchtung des Walles nahe liegt: es kann also kaum ein Zweifel obwalten, dass in dieser Weise ein Verschluss wirklich hergestellt wird.

Endlich sind noch einige Worte zu sagen über die Art und Weise, in welcher ich mir denke, dass der Conus von Ceratodus von einem geraden Conus — und einen solchen müssen wir ja nothwendiger Weise voraussetzen — ableitbar ist. Die Antwort ist übrigens schon impliciter gegeben.

Wenn wir uns bei einem geraden Conus vorstellen, dass dieser

der Länge wie der Breite nach wächst, namentlich an der Mitte, doch so, dass längs einer Klappenreihe, die sich mächtiger entwickelt hat, das Wachsthum verzögert oder gering ist, dann wird unter gewissen Wachsthumsbedingungen eine Torsion die nothwendige Folge sein, und zwar eine Torsion, die jene Klappenreihe als Achse hat: denkt man sich diese Torsion in ähnlicher Weise vor sich gehen wie in den schematischen Figuren *A* 1—4 (pag. 327), so findet man darin eine Erklärung — und zwar die einzige, die ich mir denken kann — für die Art, in welcher der Ceratodus-Conus aus einem geraden Conus abzuleiten ist.

Man wird begreifen, dass eine nothwendige Folge einer solchen Drehung eine entsprechende — in entgegengesetzter Richtung — eines Theiles des Truncus oder des Ventrikels oder aller beider sein muss. Eine solche habe ich zwar nicht wahrgenommen, oder höchstens in sehr schwachen Spuren. Wenn man aber bedenkt, dass der Truncus von Ceratodus von einem langen Truncus abzuleiten ist, kann man sich sehr wohl vorstellen, dass eine Torsion dieses Gebildes sich nach und nach verwischt hat.

Es ist oben schon hervorgehoben worden, dass die Klappen im Ceratodus-Conus denen der Knochenganoiden sich nahe anschließen. Die Übereinstimmung geht aber noch weiter, auch in der Zahl der Klappen ist es offenbar, dass Beziehungen zu den genannten Formen, namentlich zu Lepidosteus, sich finden. Denken wir uns die oben erwähnte Torsion bei einem Lepidosteus-Conus vor sich gehen, denken wir uns ferner, dass eine der Hauptlängsreihen sich sehr mächtig entwickelt, denken wir uns, dass in den zwei vorderen Querreihen nur vier Klappen, in der dritten nur eine übrig bleiben, dass dagegen in den fünf hinteren Querreihen ziemlich alle Klappen persistiren, jedoch zu einem geringen Volum rückgebildet werden — so erhalten wir die wesentlichsten Züge des Ceratodus-Conus.

Protopterus.

Das Herz bei Protopterus ist, wenn man das von Ceratodus versteht, ziemlich leicht aufzufassen; das mechanische Princip ist dasselbe, es ist nur etwas weiter ausgeführt, vollkommener ausgearbeitet als bei Ceratodus.

Die Pulmonalis-Abtheilung des Sinus venosus ist schon äußerlich sichtbar. Sie stellt sich als eine gewissermaßen mehr selbständige Abtheilung des Sinus dar und nimmt den ganzen Raum an der linken Seite des fibrösen Walles ein (vergl. Fig. 5). Der

Wall verhält sich der Hauptsache nach wie bei Ceratodus, ist jedoch vielleicht etwas kleiner, von mehr unregelmäßiger Form; er beherbergt in seinem Innern ein Stück hyalinen Knorpels. An der Grenze von Sinus und Atrium finden sich eben so wie bei Ceratodus klappenartige Gebilde, die sogar eben so wie bei Lepidosteus und Polypterus knotenförmig sein können. Eben so wie bei Ceratodus ist die ventrale Wand des Atrium mit der dorsalen des Conus theilweise verbunden, übrigens inniger als bei Ceratodus (vergl. Lepidosteus, Polypterus). Die zwei genannten Wände bilden ferner mit einander denselben scharfen Rand wie bei Ceratodus und den Knochenganoiden. Atrioventricularklappen fehlen. Der Ventrikel ist kurz und dick, wie bei Ceratodus. Von einem besonderen, zu dem fibrösen Wall gehenden Muskel kann man nicht wohl reden; es soll jedoch zugegeben werden, dass die Muskulatur im Ventrikel so angeordnet ist, dass sie, wenn sie sich zusammenzieht, einen starken Zug auf den fibrösen Wall ausüben muss, so dass dieser sich an den vom Atrium und Conus gebildeten Rand eben so wie bei Ceratodus genau anschließt und gewissermaßen als Klappe fungirt.

In der äußeren Form stimmt der Conus wesentlich mit Ceratodus überein; doch fand ich die Spirale, wenigstens bei dem einen (dem abgebildeten) Exemplar[1] etwas mehr zusammengeschoben als dies bei Ceratodus der Fall war.

Im Innern des Conus sind aber im Vergleiche mit Ceratodus tiefere Veränderungen vor sich gegangen. Die drei vorderen der 8 Klappen der Spiralfalte von Ceratodus sind hier ohne Grenzen verschmolzen, haben ihre Klappennatur gänzlich eingebüßt und stellen eine scharfe stark ins Lumen einspringende Falte dar; die vierte Klappe derselben Reihe (vergl. Fig. 12,1[4]) besitzt einen größeren Hohlraum und fungirt als Klappe eben so wie bei Ceratodus. Sie ist übrigens mit den folgenden Klappen eng verschmolzen, und diese bilden zusammen einen fast einheitlichen Längswulst; doch sehe ich (Fig. 12) noch zwei scharfe Ränder, die klar genug zwei Klappen von Ceratodus andeuten; von Fädchen sind dagegen keine mehr übrig. Die kleinen Klappen im hinteren Ende des Conus sind in beiden Exemplaren vorhanden, aber mehr rückgebildet; ich sehe nur drei deutliche Querreihen.

[1] Ich habe zwei Exemplare untersucht; die Angaben beziehen sich jedoch, wenn nichts Anderes gesagt wird, auf das größere der untersuchten Herzen; das kleinere war sehr schwierig zu untersuchen, stimmte aber in allen Stücken, die zur Observation kamen, wesentlich mit dem größeren.

Im vorderen Theil des Conus haben noch wichtigere Veränderungen stattgefunden. Man erinnert sich, dass die Klappe Nr. 4^2 von Ceratodus (vergl. Fig. 9) stark war. Sie ist hier mit Nr. 4^1 zu einer einheitlichen Falte verschmolzen, die sich noch ziemlich weit nach hinten erstreckt und der Spiralfalte hilft eine Theilung des vorderen Endes des Conus herzustellen; wir wollen dieses Gebilde die zweite Longitudinalfalte nennen. Die Klappen Nr. 2 und 3 sind zu Grunde gegangen[1].

Der Rand, der die zwei oberen, aus dem Truncus von Ceratodus entspringenden Gefäße von den vier unteren (die hier eine kurze Strecke zu zweien vereinigt sind) scheidet (α—β in Fig. 11) ist bei Protopterus mit den vorderen Enden der zwei Longitudinalfalten verwachsen, so dass die Trennung des Conus in zwei Abschnitte, die wir bei Ceratodus kennen gelernt haben, hier weiter fortgesetzt ist; die zwei Longitudinalfalten gehen vorn unmittelbar in einander über. Eine Mischung der zwei durch den Conus gehenden Blutströme wird, wie man begreift, hier am vorderen Ende des Conus nicht so wie bei Ceratodus stattfinden; der eine wird von dem anderen ungestört in die unteren, der andere in die oberen Arterien gehen (vergl. Fig. 8, die den vorderen Theil des Conus und den Truncus sammt dem Anfang der Arterien von unten gesehen darstellt, nachdem die ventrale Conus-Wand entfernt war: die Figur ist ein bischen schematisirt).

Hiemit sind die wesentlichsten Züge, in welchen das Herz von Protopterus sich von demjenigen des Ceratodus unterscheidet, gegeben. Es sei noch bemerkt, dass die vordere Partie des Conus merkwürdig dünnwandig ist: ferner habe ich dort, wo die linke Longitudinalfalte vorn mit dem Truncus verwächst, an der dorsalen Seite eine winzige Klappenhöhlung in ihr gefunden — eine Spur also der Höhlung der Klappe Nr. 4^1 bei Ceratodus. Endlich muss ich ein Faktum notiren, das ich bei dem einen untersuchten Exemplar fand: es ging vom fibrösen Wall zur Wand des Atrium ein einzelner Muskelfaden, offenbar ein gewissermaßen losgelöster Theil der Muskulatur der Wand des Atrium.

Im Mechanismus des Herzens ist Protopterus wenig von Cera-

---

1 Der Umstand, dass die zweite Longitudinalfalte der ersten gegenüber steht, könnte es wohl wahrscheinlich machen, dass sie nicht aus den Klappen Nr. 4 entstanden wäre, sondern aus Nr. 3. Wenn wir aber beachten, dass die Klappe Nr. 4 der zweiten Querreihe schon bei Ceratodus eine bevorzugte Stellung einnimmt, wird wohl die oben gegebene Erklärung die wahrscheinlichere.

todus verschieden. Das Lungenvenenblut — also rein arterielles — wird sich ziemlich unvermischt links durch das Atrium, den Ventrikel und die hintere Abtheilung des Conus bewegen; es wird in die zwei ventralen Gefäße, die sich nachher in den ersten und zweiten Arterienbogen spalten, gehen und von diesen, die sich nicht (von der Opercularkieme abgesehen) in Kiemen auflösen, direkt in Carotis interna und Aorta. In die dritte und vierte Kiemenarterie wird dagegen venöses Blut kommen, das in den Kiemen durchgeathmet wird, und von der dritten und vierten Kiemenvene in die Aorta geht. Die Lungenarterie entspringt nach Peters[1] nur linkerseits und zwar nach demselben Verfasser so, dass es scheint, dass die Lunge mit ähnlichem Blut wie die Aorta versehen wird[2]; das Blut wird in der Lunge wieder durchgeathmet, kehrt nach dem Herzen zurück etc. — Es ist, wie man sieht, leicht verständlich, dass der erste und zweite Kiemenbogen keine Kiemen tragen, die entsprechenden Gefäße bekommen nämlich schon vollkommen arterielles Blut.

[Das Herz von Ceratodus ist bisher zweimal Gegenstand anatomischer Untersuchung gewesen.

In seiner Monographie: Descript. of Ceratodus, a genus of Ganoid Fishes (Philos. Transact. f. 1871) giebt Günther eine Beschreibung des Herzens. Es ist natürlich, dass Dr. Günther als der erste Beschreiber sehr viel übersehen hat, namentlich da die Behandlung des Herzens ja nur ein untergeordnetes Glied seiner Monographie ist; außerdem hat er aber verschiedene faktische Fehler, z. B. wenn er sagt, dass das Herz so liege, dass Ventrikel rechts und Atrium links situirt sei; diese liegen vielmehr das eine oberhalb des anderen; auch anderes hier nicht speciell zu Erwähnendes ist ungenau. Die vom Exterieur des Herzens und des Conus gegebene Figur ist mir nur dann verständlich, wenn ich annehme, dass das den Conus in reichlicher Menge einhüllende Fett nicht abpräparirt ward. Auch die anderen Herzfiguren sind sehr wenig illustrirend, z. Th. (Klappen und Conus z. B.) unrichtig.

---

[1] L. infra c. Vergl. Holzschnitt C, pag. 346.

[2] Dies ist ein merkwürdiger Punkt. Wenn man die ganze Kombination betrachtet, scheint es, ich darf vielleicht sagen vernünftiger, wenn das Blut für die Lunge nicht von der Aortenwurzel — wodurch die Lunge ja mit einer Mischung von Kiemenblut und von Blut, das schon in der Lunge gewesen ist, versehen wird — sondern eben so wie bei Ceratodus von der vierten Kiemenvene oder jedenfalls von den Kiemenvenen abgehe. Desshalb trage ich Bedenken Peters' Darstellung in diesem Punkt beizupflichten.

In den Transactions of the Zoological Society of London hat Ray Lankester neuerdings[1] eine Beschreibung des Herzens von Ceratodus und Protopterus gegeben. Hier findet man die kleinen Klappen im distalen Theil des Conus sowohl bei Ceratodus wie bei Protopterus zum ersten Mal erwähnt. Wenn man aber hiervon absieht, bringt Lankester kaum etwas Neues von Bedeutung. Da es mich zu weit führen würde, hier alle seine Angaben im Einzelnen zu betrachten, so sei nur bemerkt, dass er eben so wenig wie Günther von der Zusammensetzung der Longitudinal-Falte etwas gesehen hat, sie aber als »a longitudinal muscular (!) fold« beschreibt, die mit dem Conus »a spiral leiotropic turn« macht und »stops short in the transverse segment« des Conus. Von der physiologischen Bedeutung des ganzen Baues des Herzens bemerkt er kaum etwas; die Spiral-Falte soll nur die Bedeutung einer Klappe besitzen. — Die Figuren kann ich nicht als genügend gelten lassen. Dies gilt namentlich für die Figuren des ganzen Herzens von außen bei Ceratodus und Protopterus, so wie von den neuentdeckten Klappen bei Ceratodus, die der Wirklichkeit sehr wenig entsprechen.

Außer Ray Lankester haben auch Owen[2] und Peters[3] Angaben über das Herz von Protopterus publicirt.

Lepidosiren paradoxa habe ich leider nicht zur Untersuchung gehabt. Ich kann jedoch nicht umhin, auf die vorliegenden Untersuchungen[4] gestützt, einige Bemerkungen über sein Verhältnis zu Protopterus zu geben; glücklicherweise sind jene Untersuchungen, wenn auch lückenhaft, doch besser als die bisherigen über Ceratodus und Protopterus bekannt gewordenen.

Der Sinus venosus verhält sich wie bei Protopterus.

Im Atrium wird, wie man weiß, eine Scheidewand angegeben. Von dieser sagt Hyrtl: »Bei Eröffnung beider Vorkammern des getheilten Atrium) erscheint sie nicht als kontinuirliche einfache Membran, sondern als Gewebe von muskulösen feinen Balken, welche mit den übrigen, beide Vorkammern netzartig durchziehenden Tra-

---

[1] Vol. X, Part 11, 1879. On the Hearts of Ceratodus, Protopterus and Chimaera etc.

[2] Descr. of Lepidosiren annectens (Transact. of the Linn. Soc. of London XVIII, 1841).

[3] Über einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane. Müller's Archiv 1845).

[4] Bischoff, Lepidosiren paradoxa 1840. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa. Abh. d. böhm. Gesellsch. d. Wissensch. 5. Folge, 3. Band. 1845.

beculis im Zusammenhange sind. Zwischen diesen Balken gelangt man an jeder Stelle mit einer vorsichtig geführten Sonde von einer Vorkammer in die andere. Gegen die Atrio-Ventricular-Öffnung wird dieses Balken-Geflecht lockerer, die Maschen weiter, und verliert sich in 4 konvergirende Fäden, welche mittels seröser Zwischenhäutchen mit einander verbunden werden und gegen die Kammer-Öffnung gehen,« wo sie sich mit dem fibrösen Wall, der hier eben so wie bei Protopterus vorhanden ist, vereinigen. Dies ist recht klar; fragt man dann: wie ist diese »Scheidewand« entstanden? muss ich antworten, dass es nach diesen Angaben mir wahrscheinlich ist, dass sie gewissermaßen eine »Falte« der Atrium-Muskulatur vorstelle, die an ihrer freien Kante mit dem Wall verwachsen ist; dies scheint mir jedenfalls die einfachste Erklärung, und desshalb werde ich mich enthalten, andere mögliche vorzuführen.

Man erinnert sich, dass im Ventrikel des Protopterus ein Theil der Muskulatur so angeordnet ist, dass sie einen Zug auf den fibrösen Wall ausüben muss. Denkt man sich eine Vertiefung an beiden Seiten der so geordneten Muskulatur — die natürlich ungefähr im Medianplan des Ventrikels liegt — so wird die Folge davon sein, dass eine unvollkommene muskulöse Scheidewand im Ventrikel auftritt; dies ist bei Lepidosiren wirklich ausgeführt worden.

Dies sind die wesentlichen Punkte, in welchen das Herz von Lepidosiren von jenem des Protopterus abweicht. Es sei noch bemerkt, dass das vordere Ende des Conus sich genau wie bei Protopterus verhält (der Bau ist schon von Bischoff richtig erkannt worden); was aus den kleinen hinteren Klappen geworden ist, ob sie noch bestehen oder ganz zu Grunde gegangen sind, geht nicht aus den Angaben hervor, eben so wenig ob noch Spuren der Zusammensetzung der Spiralfalte vorhanden sind oder nicht.]

2. Die Arterienbogen.

Ceratodus.

Es finden sich bei diesem Thier bekanntlich zwei äußere »Kiemenspalten« auf jeder Seite. Von inneren Kiemenspalten — man wird diesen Ausdruck ohne weiteren Kommentar verstehen — finden sich jederseits fünf, die erste zwischen dem Zungenbeinbogen und dem ersten Kiemenbogen, die letzte zwischen dem vierten und dem fünften (letzten) Kiemenbogen. Am Innenrande der vier ersten Kiemenbogen

finden sich zwei Reihen knorpelartiger Fortsätze »gill-rakers«, eben so wie bei den Urodelen-Larven: sie sind hier zahlreich, kurz, zusammengedrückt wie die Zähne eines Kammes: am Zungenbeinbogen findet sich eine ähnliche Reihe, am vierten Kiemenbogen ebenfalls eine.

Am hinteren oder äußeren Rande der vier ersten Kiemenbogen entspringt eine vertikale Platte. An beiden Seiten dieser Platte sitzt eine Reihe schmaler Kiemenblätter; der größte Theil des einen Randes derselben ist der Platte angeheftet, so dass nur die äußerste Partie der Kiemenblätter ganz frei ist; die genannte Platte setzt sich übrigens oben weiter über die Kiemenbogen hinaus fort und heftet sich an das Dach der Kiemenhöhle; an beiden Seiten dieser Fortsetzung, ja am Dache der Kiemenhöhle selbst sitzen Kiemenblätter. Auch am Zungenbeinbogen findet sich eine Reihe von Kiemenblättern, also eine Opercularkieme. Jedes Kiemenblatt ist an beiden Seiten mit zahlreichen regelmäßigen Querfalten versehen.

Gehen wir demnächst zur Beschreibung der Gefäße der Kiemen über.

Aus dem äußerst kurzen Truncus arteriosus entspringen drei Paar Gefäße, das eine dorsalwärts im Verhältnis zu den zwei anderen. Jedes Gefäß des dorsalen Paares spaltet sich gleich nachher wieder in zwei; wir bekommen somit jederseits vier Gefäße, die als Kiemenarterien zu den vier Hauptkiemen jederseits verlaufen, die zwei ventralen jederseits zu der ersten und zweiten Kieme, die mehr dorsal gelagerten zu der dritten und vierten Kieme. Die Opercularkieme bekommt keinen Ast von dem ersten dieser Gefäße, auch nicht direkt vom Truncus, — jedenfalls habe ich vergebens nach einem solchen Gefäß gesucht.

Aus jeder Kieme geht wieder eine Kiemenvene hervor. Das Zusammentreten der Kiemenvenen kann man folgendermaßen beschreiben. An der Basis cranii verlaufen zwei nach vorn zu divergirende Gefäße; das vorderste Ende derselben ist die Carotis interna; hinten treten sie zur Bildung der Aorta zusammen. In dieses Gefäß münden die vier Kiemenvenen, die erste und zweite einzeln, die dritte und vierte erst nachdem sie sich mit einander vereinigt haben; die vierte Kiemenvene hat vor ihrer Vereinigung mit der dritten erst die Lungenarterie — von welcher mehr unten — abgegeben. Man kann es auch in folgender Weise beschreiben: Die erste Kiemenvene spaltet sich nach ihrem Austritt aus der Kieme in zwei Äste, die Carotis interna und ein Gefäß, das sich nach hinten wendet und mit der zweiten Kiemenvene sich verbindet. Das so gebildete Gefäß läuft nach hinten

und vereinigt sich mit dem durch die Vereinigung der dritten und vierten Kiemenvene entstandenen Gefäß zur Aortenwurzel[1]. (Vergl. Fig. 19.)

Die Lungenarterien verhalten sich folgendermaßen. Die eine entspringt aus der rechten vierten Kiemenvene, läuft erst an der Basis cranii, dann an der rechten Seite der Aorta die Lunge hindurch und giebt hauptsächlich Gefäße zu den benachbarten Partien der rechten Reihe von Lungenkammern[2]. Die von der linken vierten Kiemenvene kommende Lungenarterie ist weit stärker als die andere; ihr Verlauf ist auch weniger einfach. Sie läuft Anfangs ähnlich wie die andere, oberhalb des Ösophagus. Nachdem sie aber eine Strecke weit so verlief, biegt sie sich erst nach außen und schlägt sich dann nach unten (vergl. Fig. 19), so dass sie jetzt unterhalb des Ösophagus sich befindet; sie läuft quer über den Ösophagus und tritt in die Lunge hinein. Ihr fernerer Verlauf ist in der ventralen Partie der Lunge, wo sie an der linken Seite der Mittellinie ihren Weg nimmt. Sie giebt übrigens nach rechts einen ziemlich starken Ast ab, der sich umbiegt und an der rechten Seite der Mittellinie parallel mit dem Hauptstamme nach hinten verläuft. (Vergl. Fig. 19.)

Von der linken Lungenarterie habe ich einen Ösophageal-Ast abgehen sehen (*oe* in Fig. 19); dass außerdem noch andere ähnliche sich finden — auch wohl von der rechten Lungenarterie — kann ich kaum bezweifeln.

Der Vergleichung wegen schließe ich hier einige Beobachtungen über die Kiemengefäße (Kiemen und Lungen bei Lepidosteus, Polypterus und Amia an.

Lepidosteus.

Wir finden hier dieselbe Zahl von »äußeren« und »inneren« Kiemenspalten, so wie von Kiemenbogen, wie bei Ceratodus. Solche »gill-rakers« wie bei diesem finden sich dagegen nicht, sie sind — physiologisch — gewissermaßen durch kleine mit Zähnen besetzte Knochenplättchen, wie bei vielen Knochenfischen, vertreten.

An den vier ersten Kiemenbogen finden sich zwei Reihen Kiemenblätter mit der einen Kante einer vom hinteren Rande der Kiemen-

[1] Ich bemerke hier, dass die Kiemenvene bei Ceratodus fast die ganze Kieme hindurch in zwei Äste getheilt verläuft; diese sind im Verhältnis zur Kiemenarterie seitlich gelagert und vereinigen sich erst ganz oben.

[2] Man vergleiche Günther's l. i. c. Bild und Beschreibung der Lunge.

bogen ausgehenden Platte angeheftet, so dass nur die äußere Spitze des Blattes frei ist: die Blätter sind quergefaltet — Alles wie bei Ceratodus. Die Fortsetzung der kiemenblatttragenden Platte über den Kiemenbogen hinaus ist dagegen weit weniger stark als bei Ceratodus. Auch am Zungenbeinbogen findet sich eine Reihe von Kiemenblättern, eine Opercularkieme; der oberste Abschnitt derselben ist durch einen ganz kleinen Zwischenraum von der übrigen Partie geschieden und ward von Joh. Müller nicht glücklich als Pseudobranchie bezeichnet; es ist nur, wie schon gesagt, ein Theil der Opercularkieme[1].

Der lange nach vorn zu allmählich sich verjüngende Truncus arteriosus giebt drei starke Gefäßpaare ab und spaltet sich vorn in zwei sehr dünne Gefäße, die Arterien der Opercularkieme. Die zwei hinteren der stärkeren Gefäßpaare entspringen von der dorsalen Seite des Truncus nahe am hinteren Ende desselben; die vier Gefäße sind aber eine Strecke weit zu einem gemeinsamen Gefäß mit einem Lumen verschmolzen und dieses Gefäß, das nach vorn läuft, ist ferner der Rückenwand des Truncus eng angewachsen; es sieht desshalb aus als gingen die genannten Gefäße ziemlich entfernt vom hinteren Ende des Truncus ab (Fig. 15).

Die zwei vorderen stärkeren Gefäße gehen auch etwas dorsalwärts ab, und die zwei Öffnungen, durch die sie mit dem Truncus kommuniciren, liegen dicht neben einander in der Rückenwand des Truncus; wenn man den Truncus von seiner Unterfläche betrachtet, sieht man nichts davon; die zwei Gefäße scheinen dann einfach lateral zu entspringen.

Dieses Gefäßpaar ist die Arterie der ersten (Kiemenbogen-) Kieme; das folgende Gefäß versorgt die zweite Kieme, das dritte spaltet sich in die dritte und vierte Kiemenarterie.

Die aus den Kiemen heraustretenden Kiemenvenen vereinigen sich zur Aorta. An der Basis cranii läuft ein unpaares Gefäß, das wir einfach als vordere Fortsetzung der Aorta bezeichnen wollen; in das vordere Ende desselben mündet die Kiemenvene der Kieme des ersten Bogens, nachdem sie zuerst die Carotis interna abgegeben hat. Kurz hinter diesen zwei Kiemenvenen mündet das zweite Paar in die Aorta; doch nicht einfach: sie vereinigen sich vielmehr erst zu einem unpaaren Gefäß, das dann in die ventrale Wand der Aorta

[1] Ich kann nicht umhin, den Vorschlag zu machen, die Bezeichnungen Pseudobranchie und Nebenkieme, die sehr viel Unglück gestiftet haben, ganz aus der wissenschaftlichen Terminologie zu eliminiren.

sich einsenkt. Die dritte und vierte Kiemenvene jederseits vereinigen sich zu einem Gefäß, das sich mit seinem Gegenüber zu einem unpaaren Gefäßstamm vereinigt, der wie der vorige in die Aorta mündet. Von der vierten Kiemenvene geht kein Lungengefäß ab (Fig. 18). In den Kiemen läuft wie gewöhnlich die einfache Kiemenvene dem Kiemenbogen näher als die Kiemenarterie.

Es sei mir hier erlaubt ein paar Worte über die Schwimmblase oder Lunge von Lepidosteus zu sagen. Sie mündet bekanntlich dorsal in den Ösophagus, während bei Ceratodus die Öffnung sich gedreht hat, so dass die Einmündung ventral und das vordere Ende der Lunge asymmetrisch wird; bei Lepidosteus ist sie dagegen symmetrisch. Wenn man von diesem, meiner Ansicht nach untergeordneten Unterschied — wesshalb ich ihn als einen untergeordneten betrachte, wird später[1] deutlich werden — absieht, ist die Lunge von Lepidosteus eine fast vollständige Wiederholung der Ceratodus-Lunge, ein Verhältnis, das meines Wissens bisher nicht ins Auge gefasst worden ist. Hier wie dort treffen wir einen einfachen Sack, der »the middle of the dorsal region« einnimmt und so fest der Aorta angelagert ist, dass eine Trennung gar nicht möglich ist. Eben so wie bei Ceratodus besteht er aus zwei fast symmetrischen Hälften, jede »being divided into a number of compartments formed by strong transverse septa«; bei Lepidosteus finde ich einige zwanzig solcher Kammern jederseits, bei Ceratodus einige wenige mehr. Jedes »compartment« ist bei beiden Fischen wieder in viele kleinere »cells« getheilt, und alle beide haben eine »smooth stripe«, »along the middle of its ventral surface«, wo keine »cells« sich finden; kurz, die Übereinstimmung ist eine so innige, dass es mir kaum möglich sein würde ein Stück einer Ceratodus-Lunge von dem einer Lepidosteus-»Schwimmblase« zu unterscheiden.

Um so mehr muss es überraschen, dass die Gefäße der Lunge ganz andere Verbindungen eingegangen sind wie bei Ceratodus: die Lungenarterien stehen nicht mehr in Verbindung mit der vierten Kiemenvene, die Lunge erhält vielmehr ihr Blut von der Aorta selbst durch eine große Anzahl kleiner Arterien; und die Venen[2] münden in die Kardinalvenen.

---

[1] Vergl. meine Abhandlung über Conus u. Arterienbogen bei den Amphibien.

[2] Nach Hyrtl (Über d. Schwimmblase v. Lepidosteus, Sitzungsber. d. Wiener Akad., Math.-Naturw. Kl. 8. Bd. 1852). Man vergl. die obigen Angaben über das Gefäßsystem bei Lepidosteus mit der citirten und noch zwei anderen Abhandlungen von Hyrtl in demselben Band (Über d. Pori abdom., die Kiemen-

Amia.

Diese Gattung stimmt mit Lepidosteus in der Zahl der Kiemenbogen und Kiemenspalten. Ferner finden sich ähnliche mit Zähnen besetzte Knochenplättchen statt der »gill-rakers« von Ceratodus. Die Opercularkieme fehlt, sonst ist die Zahl der Kiemen dieselbe wie bei Lepidosteus.

Die Kiemenblätter sind hier zum größten Theil frei, es ist — eben so wie bei den Knochenfischen — nur eine kleinere Partie des Randes der Kiemenblätter angeheftet; sie sind schmäler — man vergleiche wieder die Knochenfische — zugespitzter, die Querfalten der Blätter weit undeutlicher. Die Fortsetzung der vertikalen, kiementragenden Platte über den Kiemenbogen hinaus verhält sich wie bei Lepidosteus.

Der bei Lepidosteus für die Opercularkieme bestimmte Arterienbogen fehlt hier. Die übrigen Kiemenarterien verhalten sich ziemlich wie bei jenem. Der dritte und vierte jederseits sind eine lange Strecke vereinigt; das so entstandene Gefäß bildet mit seinem Gegenüber und mit den beiden zweiten Arterienbogen ein — hier ganz kurzes — unpaares Gefäß, das von der Rückenseite des Truncus ausgeht. (Vergl. Fig. 16.)

Die Weise der Vereinigung der Kiemenvenen ist der Hauptsache nach dieselbe wie bei Lepidosteus. (Vergl. Fig. 17.) Es findet sich eine unpaare nach vorn gehende Fortsetzung der Aorta, die sich vorn in die zwei ersten, die Carotides internae abgebenden Kiemenvenen spaltet; die zwei zweiten Kiemenvenen vereinigen sich zu einem unpaaren Gefäß und münden gemeinsam in die Aorta. Die dritte und vierte jederseits vereinigen sich, das gemeinsame Gefäß verbindet sich mit seinem Gegenüber, sie bilden ein gemeinsames unpaares Stück, welches in die Aorta einmündet — Alles wie bei Lepidosteus. Aber die vierte Kiemenvene hat — an beiden Seiten — vor ihrer Vereinigung mit der dritten ein starkes Gefäß, die Lungenarterie, abgegeben, das den größten Theil ihres Blutes wegleitet, und erst so verjüngt mündet sie in die dritte. Ferner sehen wir an der Vereinigungsstelle der zwei durch die Vereinigung der dritten und vierten Kiemenvene entstandenen Gefäße ein starkes,

Art. etc. d. Ganoiden, Über das Arterien-System bei Lepid.); in den faktischen Angaben weiche ich nur wenig von Hyrtl ab; die Weise, in welcher er gewisse Sachen beschreibt, macht jedoch Manches unklar.

unpaares Gefäß abgehen, die Arteria coeliaca, die bei Lepidosteus fehlt.

Die Lunge — oder wenn man will: die Schwimmblase — schließt sich wohl an diejenige von Lepidosteus, doch lange nicht so innig wie die von Ceratodus und Lepidosteus sich an einander anschließen. Die Mündung derselben ist hier wie bei Lepidosteus dorsal. Die Lunge ist nicht so innig mit der Aorta verbunden wie bei Lepidosteus und Ceratodus. Wenn man sie öffnet, findet man, dass sie einen einheitlichen Sack vorstellt mit einem glatten, ventralen Längsstreifen. Der übrige Theil besteht aus zwei Kammerreihen, die wieder in kleinere »Zellen« zerlegt sind, eben so wie bei Lepidosteus und Ceratodus; die beiderseitigen Reihen sind aber nicht scharf getrennt, sind vielmehr dorsal mit einander in Verbindung; das Bild zweier Reihen von »compartments« ist hier gewissermaßen verwischt, ohne dass es jedoch irgend welche Schwierigkeiten bietet, denselben wesentlichen Bau wie bei Lepidosteus und Ceratodus zu erkennen. Die Lungenarterien verlaufen eine an jeder Seite des ventralen, glatten Längsstreifens.

Polypterus.

Die letzte der bei Lepidosteus vorhandenen inneren Kiemenspalten ist hier geschlossen, so dass im Ganzen nur 4 jederseits vorhanden sind. Es finden sich hier dieselben Knochenplättchen am Innenrande der Kiemenbogen wie bei den soeben erwähnten Gattungen. Die Opercularkieme fehlt.

Die Kiemenblätter sind etwas mehr frei als bei Lepidosteus, doch nicht so wie bei Amia: die Querfalten weniger deutlich als bei Lepidosteus. Am vierten Bogen findet sich nur eine Reihe von Kiemenblättern. Die Verlängerung der kiementragenden Platte wie bei Lepidosteus und Amia.

Obgleich hier keine Opercularkieme vorhanden ist, findet sich doch ein Kiemendeckel-Ast, der von der ersten Kiemenarterie abgeht, eine Ursprungs-Verschiedenheit, die man leicht von den Verhältnissen bei Lepidosteus ableiten kann. Die dritte und vierte Kiemenarterie jederseits sind eine Strecke weit vereinigt und ihr gemeinsamer Stamm jederseits wieder mit der zweiten. Die zwei so entstandenen Stämme entspringen mit einem ganz kurzen gemeinsamen Stück von der Rückenwand des Truncus (vergl. die zwei vorhergehenden).

Die Vereinigung der Kiemenvenen ist am meisten der von Amia ähnlich, ohne jedoch mit dieser kongruent zu sein. Nachdem die zwei

ersten Kiemenvenen die Carotides internae abgegeben haben, biegen sie sich nach hinten und vereinigen sich zu einem unpaaren Gefäß, der Fortsetzung der Aorta (vide Fig. 14); sowohl dieses Gefäß wie zum Theil die ersten Kiemenvenen liegen in der Knochenmasse des Parasphenoids eingebettet. Nachdem das unpaare Gefäß aus diesem Knochen zum Vorschein gekommen ist, empfängt es erst die zweite Kiemenvene und gleich nachher zwei durch die Vereinigung der dritten und vierten Kiemenvene jederseits entstandene Gefäße; das rechte dieser giebt jedoch erst eine Arteria coeliaca ab. Eben so wie bei Amia giebt die vierte Kiemenvene eine starke Lungenarterie[1] ab und mündet sehr dünn in die dritte Kiemenvene.

Die Lunge ist sehr von dem gleichnamigen Gebilde bei Amia und Lepidosteus verschieden. Eben so wie bei diesen hat sie einen vollkommen symmetrischen Bau. Hiemit hört aber auch so ziemlich die Übereinstimmung auf. Die Lunge ist fast in ihrer ganzen Länge in zwei seitliche Hälften geschieden, eine an jeder Seite des Magens gelagert; erst ganz vorn vereinigen sie sich an der ventralen Seite des Ösophagus und münden ventral mit einer großen Öffnung. Die Wände der Lunge sind dick und muskulös, die Innenfläche ist fein gefaltet. Der Hauptarterienstamm liegt dorsal an jeder Lunge, die Vene ventral. Die vereinigten Venen münden in die Lebervene bevor diese ins Atrium einmündet. Das Verhältnis dieses merkwürdigen Gebildes zu den Lungen von Lepidosteus und Amia werden wir in einer späteren Abhandlung kurz besprechen.

Protopterus.

Es finden sich bei diesem 5 knorpelige Kiemenbogen, von welchen jedoch keiner besonders stark entwickelt ist. Es finden sich 5 innere Kiemenlöcher, eins vor jedem Bogen; das erste derselben, zwischen Zungenbeinbogen und erstem Kiemenbogen ist ziemlich klein; es ist offenbar dasjenige, welches bei Lepidosiren (bei welchem nur 4 Löcher vorhanden sind) verschlossen ist.

Am inneren Rande des Zungenbeinbogens, eben so wie am 5. Bogen sitzt eine Reihe von »gill-rakers«, an den vier ersten Kiemenbogen je zwei solche Reihen (außerdem noch eine Menge kleiner Wärzchen, die uns hier nichts angehen).

Am Zungenbeinbogen sitzt eine Kieme, aus einer Reihe von Blättern bestehend, eine Opercularkieme, eben so wie bei Cera-

[1] Auch hier habe ich Äste von der Lungenarterie zum Ösophagus gefunden.

todus und Lepidosteus. Am ersten Kiemenbogen ist keine Kieme entwickelt, eben so wenig wie am zweiten. Am dritten Bogen finden sich die gewöhnlichen zwei Reihen Kiemenblätter; eben so am vierten Bogen. Die Kiemenblätter heften sich in ähnlicher Weise wie bei Ceratodus an eine vom Hinterrande der Kiemenbogen ausgehende Platte, die sich auch hier oben fortsetzt; die Kiemenblätter sind gefaltet, noch ausgeprägter als bei Ceratodus; ihre Zahl ist dagegen weit geringer. Auch am fünften Kiemenbogen ist eine Reihe Kiemenblätter vorhanden. Dies ist eine sehr merkwürdige Erscheinung. Weder bei Ceratodus noch bei anderen Ganoiden ist solches der Fall: und Mancher würde wohl geneigt sein in diesem Faktum einen Beweis für eine Verwandtschaft mit den Selachiern zu finden. Die Sache ist aber anders zu erklären. Wenn man genauer nachsieht, findet man nämlich, dass die Kiemenblattreihe am 5. Bogen eine kontinuirliche Fortsetzung der hinteren Reihe des vierten Bogens ist; oben gehen sie in einander über. Die Kiemenblätter am 5. Bogen sind meiner Ansicht nach nur Emigranten der hinteren Reihe des 4. Bogens, eine Auffassungsweise, die durch das Verhalten der Gefäße — wie wir später sehen werden — nicht nur gestützt wird, die vielmehr allein dieses verständlich macht. Das Verhalten der genannten letzten Reihe Kiemenblätter am vierten Bogen kann um so weniger befremden, als wir schon bei Ceratodus fanden, dass die Kiemenblattreihen sich am Dach der Kiemenhöhle fortsetzen.

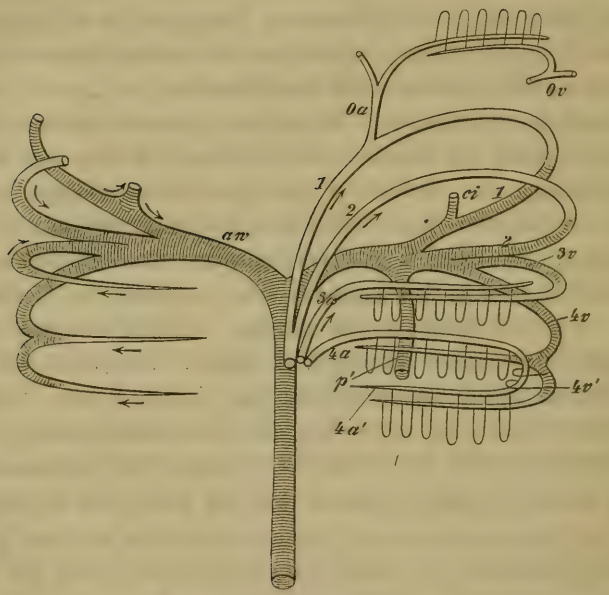
Was die Arterienbogen betrifft, bin ich leider aus eigener Erfahrung nur im Stande sehr wenige Facta vorzuführen und fast gar keine neuen. Der Übelstand ist jedoch im vorliegenden Falle ein kleinerer — obwohl groß genug — indem wir, was Protopterus betrifft, so glücklich sind von der Hand eines genauen Forschers, Peters', eine nach Injektionen am frischen Thiere gegebene Darstellung der Kiemengefäße etc. zu besitzen[1].

Aus dem vorderen Ende des Truncus gehen jederseits zwei Gefäße aus, die gleich nachher jedes in zwei sich spalten. Der erste

[1] Peters, Über einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane (Müller's Archiv 1845). Die Punkte, in welchen ich nach Autopsie seine Angaben bestätigen kann, sind: Das Verhalten der Arterienbogen in ihrem ersten Verlauf vom Truncus; das Zusammentreten des ersten und zweiten Arterienbogens an der Unterfläche des Cranium. Über den Ursprung der Lungenarterie(n?) bin ich dagegen nicht ins Reine gekommen. Das einzig faktisch Neue in meiner Darstellung ist wohl die Angabe, dass von der Lungenarterie ein Ast zum Ösophagus geht.

von den so gebildeten vier Ästen spaltet sich nach längerem Verlauf wieder in zwei, in die Arterie der Opercularkieme und den ersten Arterienbogen; erstere giebt übrigens, bevor sie in die Opercularkieme eintritt, einen Ast ab, den auch ich gefunden habe. Der erste Arterienbogen läuft dem ersten Kiemenbogen entlang und spaltet sich an der Unterfläche des Cranium in zwei Äste, wovon der eine zur Aortenwurzel tritt, während der andere die Carotis interna vorstellt.

Fig. C.



Arterienbogen von Protopterus.

0a Arterie der Opercularkieme, *1* erster Arterienbogen, *2* zweiter do., *3a*, *4a* dritte und vierte Kiemenarterie, *3v*, *4v* dritte und vierte Kiemenvene, *4a'* Ast von *4a* zu den auf den fünften Kiemenbogen übergewanderten Blättern, *4v'* die umgebogene vierte Kiemenvene; *ci* Carotis interna, *p'* Lungenarterie, *aw* Aortenwurzel. — Die Figur ist nach Peter's Figur und Angaben gezeichnet.

Das zweite der genannten vier Gefäße, der zweite Arterienbogen, läuft am zweiten Kiemenbogen. Das dritte ist die Arterie der Kieme am dritten Bogen. Das vierte ist nicht nur die Arterie der Kiemenblätter, die am vierten Bogen sitzen, es biegt sich vielmehr oben um und läuft in entgegengesetzter Richtung am fünften Bogen und versorgt die hier sitzenden Blätter, eine Thatsache, die nur dann verständlich wird, wenn wir, wie schon oben hervorgehoben, annehmen, dass die am fünften Bogen sitzenden Kiemenblätter vom vierten übergewandert sind.

Die Kiemenvenen des dritten und des vierten Bogens (die letzte nimmt natürlich auch die Vene der Kiemenblätter am 5. Bogen auf) vereinigen sich und das so gebildete Gefäß vereinigt sich wieder mit dem 2. Arterienbogen; gleich nachher tritt dann auch der erste Arterienbogen hinzu.

Die in dieser Weise gebildeten Aortenwurzeln treten nach ganz kurzem Verlauf zusammen und bilden die Aorta. Die linke Aortenwurzel hat jedoch zuerst eine Lungenarterie abgegeben, dicht an der Stelle, an welcher der erste Arterienbogen in sie einmündet.

Eben so wie bei Ceratodus geht die »Luftröhre« vom vorderen Ende der dorsal gelagerten Lunge etwas rechts ab, biegt sich um den Ösophagus und mündet ventral in diesen. Übrigens ist die Lunge fast ihrer ganzen Länge nach gespalten; doch hängen die Hälften eine Strecke äußerlich zusammen und vereinigen sich vorn zu einem ganz kleinen gemeinsamen Hohlraum, von dem die Luftröhre ausgeht. Innerlich findet man die ganze Fläche mit einem Netzwerk von vorspringenden Balken besetzt; man kann, wenn auch nur undeutlich, in jeder Lungenhälfte eine Reihe von »compartments« längs des äußeren Randes unterscheiden. Man denke sich, dass die Scheidewände zwischen den Lungenkammern von Ceratodus niedriger geworden sind, so dass nur die blinden Enden derselben noch geschieden erscheinen, man denke sich eine Spaltung der Lunge von hinten aus und man wird ein Bild der Protopterus-Lunge haben. — Die Lungenarterie hat einen ganz ähnlichen Verlauf wie die linke bei Ceratodus; »sie läuft eine Strecke an der linken Seite des Schlundes ab, schlägt sich dann an die untere Seite über den Schlund nach der rechten Seite und dann erst an die Rückseite des Schlundes zur Mitte zwischen beiden Lungen (wo sie an einander geheftet sind) und theilt sich später« (Peters). Von der unpaarigen Lungenarterie geht jedenfalls ein starker Ast für den Osophagus ab.

Über die sogenannten äußeren Kiemen von Protopterus müssen wir ein Wort sprechen. Die betreffenden Gebilde waren bei den zwei von mir untersuchten Protopteri sehr klein, offenbar ohne jegliche Funktion. Nach Peters sind sie dagegen bei jungen Exemplaren stärker entwickelt. Ich glaube, dass man diese Organe — die ja sogar in neuester Zeit (Wiedersheim), wie es mir scheint mit sehr schwachen Gründen, als Schultergürtelkiemen in Anspruch genommen sind — am richtigsten, oder wahrscheinlichsten, in die Reihe der vielfachen accessorischen Athmungsorgane, die wir bei Fischen finden, stellt. Ich finde es ferner sehr zweifelhaft, ob sie etwas mit der

äußeren Kieme von Polypterus[1] gemein haben, die anderen Ursprungs, anderen Baues ist und von anderen Blutgefäßen versorgt wird; auch diese muss ich übrigens in dieselbe Reihe accessorischer Athmungsorgane stellen.

Werfen wir nun einige vergleichende Blicke auf die bei Ceratodus und den Knochenganoiden beschriebenen Gefäße.

Die Weise, in welcher die Kiemenarterien abgehen, ist bei Ceratodus sehr von den bei jenen bestehenden Verhältnissen verschieden. Während wir hier eben so wie bei allen anderen mir bekannten Fischen einen langen Truncus finden, von welchem die Kiemenarterien successiv — wenn auch zuweilen in verschiedener Weise kombinirt etc. — entspringen, treffen wir hier einen kurzen, kaum erkennbaren Truncus, dessen Ende die Gefäße aussendet; es hat also hier eine ganz eigenthümliche Verkürzung stattgefunden. Dieses Verhältnis steht in engster Beziehung zum Mechanismus des Herzens. Aber auch in anderer Beziehung nimmt es unser Interesse in Anspruch. Wir finden — wie in der schon erwähnten später erscheinenden Arbeit nachgewiesen wird — ganz ähnliche Verhältnisse bei den Amphibien.

Die Vereinigungsform der Kiemenvenen ist auch bei Ceratodus eine von jener bei den Knochenganoiden wesentlich verschiedene. Bei allen drei genannten Formen finden wir eine mediane Fortsetzung der Aorta nach vorn zu, in welche die Kiemenvenen successiv münden, doch so, dass die dritte und vierte jederseits sich immer zuerst mit einander vereinigen und dann erst in jene Fortsetzung der Aorta münden. In dem letzten Punkt: die Vereinigung der dritten und vierten Kiemenvene, trifft Ceratodus mit jenen überein: aber statt sich vorn unpaarig fortzusetzen, spaltet sich die Aorta hier, und in die zwei Äste der Gabel münden die Kiemenvenen ein: auch hierin, werden wir später sehen, ist eine Beziehung zu den Amphibien gegeben.

In einem dritten Punkt finden wir eine schöne Übereinstimmung

---

[1] Siehe Steindachner und Hyrtl in Sitz. d. k. k. Akad. d. Wissensch. z. Wien, Math.-Naturw. Kl. LX Bd. 1. Abth. Jahrg. 1869. — Ich kann hier nicht umhin die Bemerkung zu machen, dass es mir scheint, dass Hyrtl die Sache sehr leicht nimmt, indem er sagt: »Man braucht sich die äußere Kiemendeckelkieme des neuen Polypterus nur einmal gefranst und bogenförmig an die innere Fläche des Kiemendeckels angewachsen (sic!) denken, so ist die Verwandtschaft der äußeren Kieme mit der inneren Kiemendeckelkieme von Lepidosteus etc.) nicht zu verkennen, woraus sich dann auch ergiebt, dass die zu- und abführenden Blutgefäße beider vollkommen übereinstimmen« das letztere wäre doch vielleicht auch in anderer Weise zu erklären).

zwischen Ceratodus und den Knochenganoiden gegeben. Der Ursprung der Lungenarterien ist genau derselbe bei Ceratodus, Amia und Polypterus; dass die Lungenarterien bei Lepidosteus anderweitige Verbindungen eingegangen sind beeinträchtigt nicht den Werth dieses Charakters[1]; eben so wenig dass die Verzweigungen der Arterien in den Lungen verschieden sind: denn es liegt auf der Hand, dass in einem Organ wie die Lunge, an welchem ein mächtiges Gefäßnetz sich findet, leicht Anastomosen sich bilden können, eine Arterie die bei Einem dünn ist, wird bei einem Andern stark, ein Nebengefäß bei Einem gestaltet sich als Hauptgefäß bei Anderen und umgekehrt[2].

Die Gefäßverhältnisse bei Protopterus lassen sich in fast allen Stücken leicht von denjenigen bei Ceratodus ableiten. Dass die Operkularkieme von einem eigenen Arterienbogen versorgt wird, weist jedenfalls darauf hin, dass die gemeinsame Stammform des Ceratodus und Protopterus in einigen, wenn auch kaum in vielen Stücken von unserem Ceratodus abweicht.

Die Kiemen und die oben beschriebenen Gefäße bei Ceratodus haben bisher nur einen Bearbeiter gefunden, nämlich GÜNTHER[3]. Wir müssen einige seiner Angaben betrachten.

Er giebt an, dass 2 Reihen von »gill-rakers« sich am Kiemendeckel befinden: dies ist entschieden unrichtig; es findet sich — natürlich — nur eine Reihe, zwischen die gill-rakers der vorderen Reihe am ersten Kiemenbogen eingreifend; ich muss annehmen, dass an dem Präparat, das jener Beschreibung und seiner Figur zu Grunde liegt, die Reihe von gill-rakers entzweigerissen ist. Dass er die Operkularkieme mit dem nicht glücklichen, unmorphologischen Namen »Pseudobranchia« bezeichnet, sei nur nebenbei erwähnt.

»The principal arterial vessels of the lung are on the dorsal side of the organ, running along, and very close to, each side of the aorta: that of the right side is much stronger than the left, and can be injected from the arteria coeliaca.« Man wird sehen, dass

[1] Dass Peripatus zu der großen Abtheilung der Arthropoden, die von Myriapoden, Arachniden und Insekten gebildet wird, gehört, zeigt sich vielleicht am schönsten darin, dass er mit Tracheen versehen ist; dass einige Arthropoden der genannten Abtheilung nicht mehr Tracheen haben, wird wohl kaum Jemand gegen den Werth jenes Charakters einwenden.

[2] Merkwürdig ist die Verlaufsweise der linken Lungenarterie bei Ceratodus. Wenn man aber in Betracht zieht, dass die Lungenarterien zugleich mit den Arterien des Ösophagus in Verbindung stehen, wird auch dies begreifbar.

[3] Descr. of Ceratodus, a genus of Ganoid Fishes. Philos. Trans. for 1871.

das eine von diesen Gefäßen meiner rechten Lungenarterie entspricht: das andere habe ich trotz vielen Nachsuchens nicht finden können, ohne dass ich jedoch ganz in Abrede stellen darf, dass vielleicht ein dünnes mit dem rechten Lungenarterienstamm kommunicirendes Gefäß an den angegebenen Ort laufen könnte. Eine Kommunication zwischen der rechten Lungenarterie und der Coeliaca habe ich auch nicht gefunden. Unrichtig ist es jedenfalls die genannten Gefäße als »the principal arterial vessels of the lung« zu bezeichnen. Es kann vielleicht gut sein hier zu betonen, dass ich den Ursprung der genannten Arterie so wie auch den der anderen Lungenarterie ganz sicher festgestellt habe.

»On the median line of the ventral side of the lung, opposite to the dorsal arteries, are two vessels, of the arterial nature of which. I could not satisfactorily convince myself . . . . . After their union near the anterior end of the lung, the single vessel turns off towards the right side of the oesophagus, which it then crosses from the right towards the left, at a short distance above the glottis. Arrived on the left side, it descends again, as far as the basal portion of the first rib, and splits up into three very small branches [1], which I could not follow further.« Man wird in dieser Beschreibung die linke Lungenarterie mit ihrem nach rechts abgehenden Ast wiedererkennen: es ist aber GÜNTHER nicht gelungen sie bis zu ihrem Ursprung zu verfolgen. In welcher Weise die zwei Äste sich verbinden, hat GÜNTHER auch nicht gesehen; die Einmündungsstelle ist zu weit nach vorn gelegt und das letzte Stück des rechten Astes vor der Einmündung ist punktirt gezeichnet; doch dies ist ja nebensächlich. Merkwürdiger ist es, dass GÜNTHER den Ursprung der Lungenarterien ganz übersehen konnte.

Die Lungenvenen sind richtig beschrieben.

Über die Kiemengefäße etc. von Protopterus hat auch OWEN (l. s. c.) einige Angaben gegeben, die von den PETERS'schen sehr abweichen.

Die bisher über die Kiemengefäße von Lepidosiren paradoxa gemachten Angaben sind zu wenig genügend, jedenfalls von den Verhältnissen bei Protopterus zu stark abweichend, als dass ich eine Interpretation wagen dürfte.]

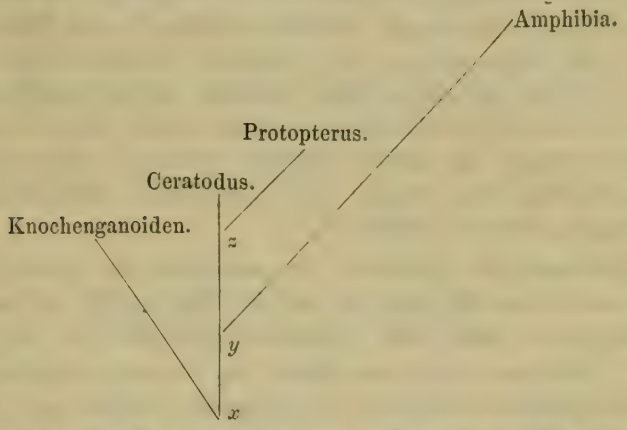
---

[1] Eine »very singular termination«.

3. Schlussbemerkungen.

Die Untersuchungen, die ich im Vorhergehenden dargestellt habe, werden, glaube ich, zugleich einen kleinen Beitrag zu der Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen von Ceratodus (und Protopterus) abgeben.

Meine Erwägungen haben zu dem Resultat geführt, dass Ceratodus — und mit ihm Protopterus und Lepidosiren — den Knochenganoiden am nächsten steht; dass er aber andererseits in mehreren Stücken sich als eine primitivere Form zeigt, dass er endlich gewisse Beziehungen zu den Amphibien darbietet: sein »Stammbaum« — das heißt das Stück davon, das die genannten Beziehungen ausdrückt — wird wohl ungefähr so aussehen[1]:



Das Verhältnis zu den Amphibien werden wir in einer späteren Abhandlung betrachten: hier nur über seine Beziehungen zu den Knochenganoiden.

Die Weise, in welcher das Atrium bei Ceratodus sich mit dem Conus verbindet, bietet einen Vergleichspunkt mit den Knochenganoiden: ein anderer, noch wichtigerer ist der Befund der Klappen des Conus, die sowohl was ihre Zahl, ihre Form (namentlich die der »Spiralfalte«), die Weise, in welcher sie sich mit einander verbinden, betrifft, die engsten Beziehungen zu den Knochenganoiden (Lepidosteus, Polypterus) darbietet.

Ein dritter Punkt, in welchem die Verwandtschaft sich ausprägt,

[1] Der relativen Länge der Linien ist natürlich keine große Bedeutung beizumessen; die Linie von »z« bis »Protopterus« ist z. B. zu lang.

ist die vollkommen übereinstimmende Weise, in welcher die Lungenarterien bei Ceratodus so wie bei Amia und Polypterus entspringen. Vielleicht wird Jemand gegen diesen »Charakter« — vielleicht auch gegen die vorigen — einwenden, dass sie einen kleinen oder gar keinen Werth besitzen, weil sie einem Organsystem entnommen seien, das so sehr wandelbar ist. Wenn es nun auch wahr sein könnte, dass das Gefäßsystem ein sehr plastisches ist, was beweist es dann im jetzigen Fall? Ich glaube, das Gegentheil. Wenn im genannten Verhalten der Lungenarterien — um uns nur zu diesem Punkte zu halten — eine Verwandtschaft sich nicht zeigt, müssen wir annehmen, dass zweimal — wenigstens — die Gefäße der Lunge dieselbe Verbindung eingegangen sind; dies ist eine nothwendige Folgerung. Aber eben in einem sehr plastischen Organsystem, wo der Mittel und Möglichkeiten so viele sind, ist solches höchst unwahrscheinlich. In einem Organsystem wie z. B. im Knochenapparat, wo das Operationsfeld, wenn auch groß genug, doch innerhalb gewisser Grenzen liegt, kann ich leicht verstehen, dass die Natur durch verschiedene Wege zu einem ähnlichen Endziel[1] kommen kann; hier ist mir solches weit schwieriger. Ich glaube desshalb sowohl in diesem Charakter, so wie in den zwei vorigen ein Kennzeichen verwandtschaftlicher Beziehungen sehen zu dürfen.

Die Kiemen bei Ceratodus, die namentlich mit denen von Lepidosteus, sowohl was die Zahl als was den Bau betrifft, im Ganzen innig übereinstimmen (vergl. oben), bieten mir einen ferneren Vergleichungspunkt. Übrigens ist hier ein Punkt, wo Ceratodus zugleich über die Knochenganoiden zurückweist[2] — gegen die Selachier zu — nämlich in der starken Entwicklung der kiementragenden Platte, die vom Hinter- (Außen-) Rande der Kiemenbogen entspringt (homolog der Scheide-

[1] Es wird vielleicht nützlich sein, dies in einem Beispiel zu betrachten. Bekanntlich ist das Palato-Quadratum bei Ceratodus mit dem Schädel verwachsen, und Ähnliches ist bei Chimaera der Fall. Es liegt nun nahe, hierin eine verwandtschaftliche Beziehung zu sehen, die zwei Befunde von einander abzuleiten; eine Betrachtung, die ich in einer später erscheinenden Abhandlung »Über Conus etc. d. Amph.« ausgeführt habe, scheint aber zu zeigen, dass solches nicht richtig ist, dass wir vielmehr hier nur mit Analogien, zu thun haben. Ähnliches wird für verschiedene opisthocoele Wirbel gelten, etc. Ich hebe dies natürlich nicht hervor, um etwa den Werth dieses überreichen Organsystems für die Erkenntnis verwandtschaftlicher Beziehungen abzuschwächen; ich bin vielmehr von ihrer großen Bedeutung in jener Richtung, die sicher im Ganzen weit größer ist als die des Gefäßsystems, tief überzeugt.

[2] Eben so wie gewisse Verhältnisse des Skeletts.

wand der Kiementaschen bei den Selachiern). — Dass die Arterie der Opercularkieme bei Protopterus auch nicht ohne Bedeutung für unsere Betrachtung ist, liegt auf der Hand.

Von den im Vorhergehenden erwähnten Punkten werden wir noch auf die Verhältnisse der Lunge hinweisen, die bei Lepidosteus und Ceratodus ein so übereinstimmendes Verhalten zeigt, dass man unmöglich glauben kann, dass wir hier bloß analog entwickelten Organen gegenüberstehen, vielmehr annehmen muss, dass sich auch hier eine Verwandtschaft — und zwar in eklatantester Weise — kundgiebt. Von Punkten, die ich nicht selbst untersucht habe, verweise ich namentlich auf die Verhältnisse des Urogenitalsystems[1], des Schädels[2], wo auch die enge Verwandtschaft — trotz aller Verschiedenheit — mit den Knochenganoiden sich deutlich genug ausspricht.

Über das Verhältnis der in dieser Abhandlung beschriebenen Lungen zu einander und zu denen der Amphibien werde ich in der schon erwähnten, später erscheinenden Abhandlung über den Conus und die Arterienbogen bei den Amphibien einige Bemerkungen machen.

Heidelberg, December 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII—XV.

Fig. 1. Medianschnitt durch das Herz von Lepidosteus platystomus, etwas schematisirt. *sv* Sinus venosus, *at* Atrium, *atv* Atrioventricularklappe, *ve* Ventrikel, *co* Conus, *t* Truncus arteriosus.

Fig. 2. Medianschnitt durch ein schlaffes Herz von Ceratodus, leicht schematisirt. Vergl. die folgende Figur.

Fig. 3. Medianschnitt durch ein zusammengezogenes Herz von Ceratodus, leicht schematisirt. Eben so wie in der vorigen Figur ist nur das hintere Stück des Conus gezeichnet. 1^5, 1^6 zwei Klappen der Spiralfalte, *w* der fibröse Wall, *svv* die größere Abtheilung des Sinus venosus, *svp* Pulmonalis-Abtheilung desselben. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 4. Querschnitt des Sinus venosus von Ceratodus kurz vor seiner Einmündung ins Atrium, Schema. Buchstaben wie in Fig. 3.

---

[1] Siehe Günther's mehrfach citirte Monographie.

[2] Dieselbe Monographie und: Huxley, On Ceratodus Forsteri (Proced. Zool. Soc. London 1876).

Fig. 5. Ein entsprechender Querschnitt von Protopterus.

Fig. 6. Herz von Ceratodus von unten gesehen; das Atrium etwas zusammengefallen. *1a*—*4a* die vier Kiemenarterien, *at* Atrium, *ve* Ventrikel.

Fig. 7. Conus von Protopterus. Buchstaben wie in der vorigen Figur.

Fig. 8. Vorderster Theil des Conus von Protopterus von unten gesehen; ein Theil der ventralen Wand ist weggenommen. Schematisch. *1* primäre Longitudinalfalte, *4* sekundäre do. (aus den Klappen $4^1, 4^2$ in Fig. 9 entstanden). *1a*—*4a* Kiemenarterien.

Fig. 9. Vorderster Theil des Conus von Ceratodus aufgeschnitten und ausgebreitet. 1^1—1^3 Klappen der Longitudinalfalte.

Fig. 10. Hinterster Theil desselben eben so. $1^3, 1^8$ dritte (nur der hinterste Theil derselben) und achte Klappe der Longitudinalfalte. Diese Figur schließt sich an die vorhergehende; die zwei Partien des Conus konnten aber wegen der Unmöglichkeit den Conus in einem Plan auszubreiten nicht in derselben Figur gegeben werden.

Fig. 11. Schnitt durch den Ursprung der Kiemenarterien, *V* ventral, *D* dorsal; die etwas später stattfindende Spaltung der dorsalen Gefäße in die dritte und vierte Kiemenarterie ist einerseits durch punktirte Linien angedeutet.

Fig. 12. Hinterster Theil des Conus von Protopterus aufgeschnitten und ausgebreitet; $1^4, 1^8$, vierte und achte Klappe der Spiralfalte (vergl. Fig. 10).

Fig. 13. Herz, Conus, Truncus, Kiemenarterien von Polypterus. *Oa* Opercular-Arterie, *1a*—*4a* erste—vierte Kiemenarterie.

Fig. 14. Kiemenvenen und deren Vereinigungsweise von Polypterus; die Kiemenvenen der rechten Seite sind gewaltsam ausgebreitet; ihre ventralen Enden finden sich links in der Figur. *1v*—*4v* erste—vierte Kiemenvene, α—β das letzte verdünnte Stück derselben nach dem Abgang der Pulmonalarterie, p, p'; *ao* Aorta, *ci* Carotis interna, s, s' rechte und linke Subclavia, *coe* Arteria coeliaca.

Fig. 15. Conus, Truncus, Kiemenarterien von Lepidosteus platystomus. *Oa* Arterie der Opercularkieme; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 13.

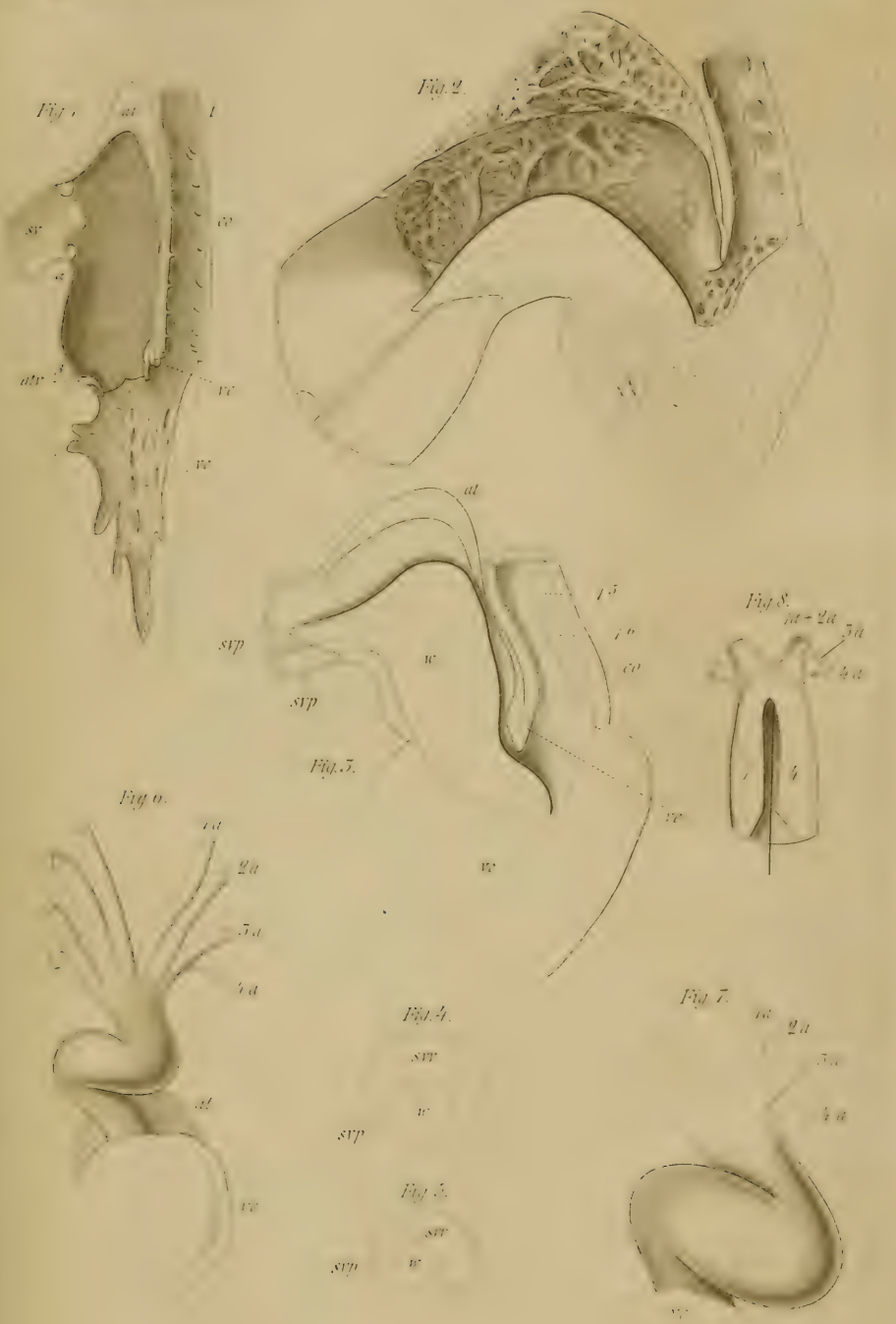
Fig. 16. Herz etc. von Amia.

Fig. 17. Zusammentreten der Kiemenvenen etc. bei Amia. Buchstaben wie in Fig. 14. Die Subclavien sind merkwürdig weit nach vorn gerückt.

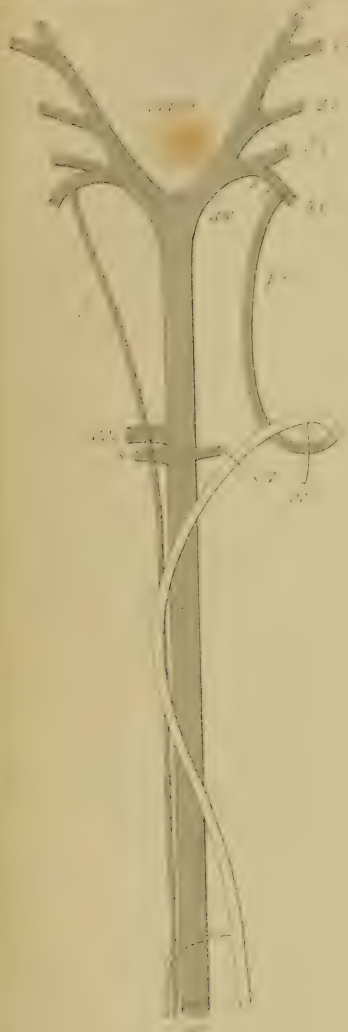
Fig. 18. Dasselbe von Lepidosteus.

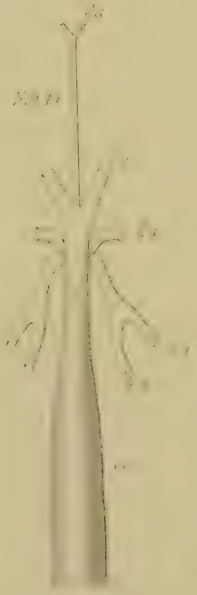
Fig. 19. Zusammentreten der Kiemenvenen, Anfang der Lungenarterien etc. von Ceratodus. *oe* Ast von der linken Lungenarterie zum Ösophagus, *aw* Aortenwurzel; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 14. Die tieferen, dorsalen Partien sind dunkler gehalten.

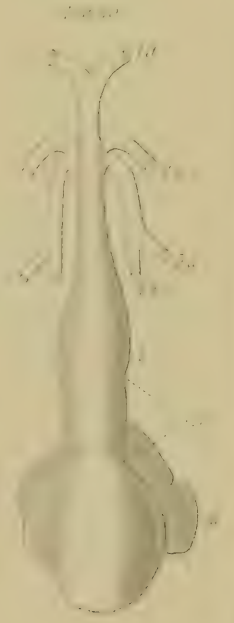
Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 2, habe ich selbst gezeichnet. Diejenigen die nicht als schematisirt bezeichnet sind, sind mit Beihilfe des Prisma gezeichnet.



With Engelmann Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.







Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Notizen über Korallen.

Von

G. v. Koch.

Mit Tafel XVI.

Seit einer Reihe von Jahren mit der anatomischen Untersuchung von Anthozoen aller Ordnungen beschäftigt, hat sich bei mir eine ziemliche Anzahl von Notizen und Abbildungen über diese Thierklasse angesammelt, ohne dass diese jedoch bis jetzt nur entfernt zu einer einigermaßen vollständigen Darstellung der Anatomie derselben ausreichen. Von diesen, zum Theil schon ziemlich alten, Aufzeichnungen gebe ich hier einige, welche die neuesten Arbeiten von Haacke[1], Heider[2] und Hertwig[3] über die Anatomie der Korallen theilweise ergänzen, so dass ihre Veröffentlichung jetzt schon von einigem Interesse sein kann.

I. Über Cereanthus.

Die Untersuchungen des anatomischen Baues von Cereanthus durch Heider und Hertwig (s. dort) kann ich durch folgende Notiz ergänzen:

Beobachtet man den Tentakelkranz eines vollständig ausgestreckten Cereanthus membranaceus genau von oben, so bemerkt man leicht mit bloßem Auge, noch besser aber mit der Lupe eine

[1] Zur Blastologie der Korallen. Eine morphologische Studie von Dr. W. Haacke. Jenaer Zeitschr. f. Naturw. 1879. Dazu zwei vorläufige Mittheilungen im Zool. Anzeiger von demselben Jahr.

[2] Cereanthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien von A. v. Heider. Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch. Bd. 79. 1879.

[3] Die Actinien anatomisch und histiologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht von Dr. Oskar Hertwig und Dr. Richard Hertwig, Professoren an der Universität Jena. Jena 1879.

Anzahl spaltförmiger Öffnungen in jedem großen (äußeren) Tentakel. Dieselben verschwinden in der Regel nach einiger Zeit gleichzeitig um später wieder deutlich zu werden und ziemlich energischen Wasserströmchen Durchgang nach außen zu gestatten. Am deutlichsten kann man diesen Vorgang konstatiren an einer bei Messina, resp. am Faro sehr häufig vorkommenden Varietät von Cereanthus membranaceus, deren Tentakel auf gelbbräunlichem Grunde dunkelbraun geringelt sind. Bei diesen befindet sich auf der Innenseite jedes Randtentakels immer in der Mitte zwischen zwei dunklen Ringen ein längselliptischer, glänzend hellgrüner Fleck, in dessen Längsachse, also der Hauptachse des Tentakel parallel je eine der eben beschriebenen Spalten in Gestalt eines dunklen Strichs auftritt (s. Fig. 9).

Um sicher zu sein, dass diese Spalten wirklich konstante Öffnungen der Tentakel darstellen, wurden Querschnitte durch dieselben gelegt. In Fig. 10 ist die Hälfte eines solchen, der ungefähr durch die Mitte einer solchen Spalte geht, abgebildet und dieselbe zeigt deutlich, wie nach dem Rand der Öffnung zu Stützsubstanz, Muskel- und Nervenschicht an Dicke abnehmen und endlich aufhören, und wie das Ektoderm mit dem Entoderm zusammenstößt. Fig. 11 giebt einen zweiten Schnitt wieder, welcher etwas über dem Ende einer Spalte durch einen Tentakel angefertigt wurde. Er zeigt das Verlaufen der Spalte in eine Furche, die besonders im Ektoderm deutlich markirt ist, unter der aber auch die 3 eben genannten Gewebsschichten viel schmäler erscheinen, als am übrigen Theil des Umfangs.

Über den Ort des Auftretens neuer Scheidewände (Mesenterialfalten, parietes) bei Cereanthus stellen R. und O. Hertwig (a. a. O. pag. 133) die zwei Möglichkeiten auf, dass: einmal die neuen Scheidewände zwischen den schon vorhandenen älteren auftreten, oder zweitens, dass sie sich nur an der Stelle, welche dem »Richtungsfach« gegenüber liegt, entwickeln. Für die letzte Auffassung spricht das Größenverhältnis der Randtentakel einer jungen Cereanthide (Cereanthus oder Saccanthus), welche ich früher nach einem Exemplar der Jenaer zoologischen Sammlung gezeichnet und in Fig. 12 wieder abgebildet habe. (Wenn ich nicht irre, wurde es von Herrn Professor Haeckel bei Lanzerote erbeutet.) Auch meine Beobachtungen an jüngeren Entwicklungsstadien von Cereanthus membranaceus, welche ich gelegentlich in Messina und Neapel anstellte scheinen die zweite Annahme zu stützen.

II. Über die Scheidewände und Sternleisten.

Die Zahl der Scheidewände, besonders aber ihre Stellung zu einander und zu den Sternleisten und dann die Reihenfolge ihrer Entstehung erschien seit Ehrenberg und Milne Edwards Untersuchungen den meisten Zoologen, welche sich mit dem Bau und der Systematik von Anthozoen befassten, von so großer Wichtigkeit, dass sie die Haupteintheilung der ganzen Klasse auf diese Verhältnisse begründeten. Trotzdem liegen ausreichende Untersuchungen über diesen Gegenstand nur bei folgenden Gruppen vor: 1) über Alcyonarien (Oktokorallen) von Röttecken[1] und Kölliker[2], welche neuerdings vielfach bestätigt wurden. Sie ergaben, dass bei dieser Ordnung stets 8 Scheidewände vorhanden sind von denen die zwei des sogenannten Dorsalfachs die Muskelwülste (»Fahnen« nach Röttecken und Kölliker) von einander abkehren, und die übrigen 3 jeder Hälfte den vorigen je gleich gerichtet sind, so dass also die beiden Scheidewände, welche das »Ventralfach« bilden, die Muskelwülste einander zuwenden. — 2) Uber Cereanthus die Untersuchungen von Haime[3] und neuerdings von Heider (s. dort), welche auch O. und R. Hertwig bestätigen. Hier sind die Radialfalten sehr zahlreich, alle mit dem Schlundrohr verbunden und ohne deutlich entwickelte Muskelwülste; zwei, mit der größeren Mundwinkelfurche korrespondirende sind klein und schließen das »Ventralfach« ein. Letzterem zur Seite steht je eine lange Scheidewand, welche bis zum Analporus reicht und diesen folgt dann auf jeder Seite eine große Anzahl kürzerer, die nach Heider abwechselnd Geschlechtsprodukte oder mehr entwickelte Filamente besitzen. — 3) Über Edwardsien von O. und R. Hertwig. Nach diesen Autoren sind die Muskelwülste an den, stets in der Achtzahl vorhandenen Scheidewänden so angeordnet, wie bei den Alcyonarien, mit Ausnahme der beiden ventralen, an denen sie abgewandt sind, wie bei denen des Dorsalfachs. — 4) Über Actinien hauptsächlich die Untersuchungen von Röttecken, welche von Heider[4] übersehen, von Haacke bezweifelt, von O. und

[1] Schneider und Röttecken, Über den Bau der Actinien und Korallen. 1871.

[2] Icones Histiologicae von A. Kölliker. II. Abtheilung 1865 und Anatomisch-systemat. Beschreibung der Alcyonarien. Abh. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. VII u. VIII. 1872.

[3] Memoire sur le Cerianthe p. J. Haime. Ann. d. sc. 4. série. t. 1. 1854.

[4] Sagartia troglodytes Gosse. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. d. k. k. Akad. in Wien 1877.

R. Hertwig aber für mehrere Arten, denen ich noch andere beifügen könnte, bestätigt wurden. Bei dieser Gruppe sind die Scheidewände immer zu Paaren vereinigt, in welchen die Muskelwülste einander zugewendet sind, nur ein dorsales und ein ventrales Paar, die den beiden Mundwinkeln entsprechen, besitzt abgewendete Muskelwülste. Die Zahl der Scheidewandpaare beträgt 6, 12 oder mehr, die neuen Paare entstehen immer zwischen zwei älteren. 5) Über Antipathiden die Untersuchungen von Lacaze Duthiers[1] und G. v. Koch[2], aus welchen hervorgeht, dass in dieser Gruppe zum Theil sehr bedeutende Reduktionen von Scheidewänden stattgefunden haben, welche vorläufig eine Konstruktion der ursprünglichen Anordnung nicht gestatten.

Über Arten aus anderen Gruppen sind meines Wissens genauere Untersuchungen noch nicht veröffentlicht und gebe ich desshalb hier eine kurze Schilderung der betreffenden Verhältnisse bei einer aporosen Koralle, einer Madreporide und einer Zoanthine.

1) Caryophyllia cyathus Ellis (Fig. 7).

Diese Koralle stimmt hinsichtlich der Anordnung der Scheidewände vollständig mit den Actinien überein und besonders ist zu betonen, dass wie dort an den Scheidewänden des »dorsalen« und »ventralen« Fachs die Muskelwülste einander abgekehrt sind (s. d. Fig.). Die Sternleisten (Septen) sind so angeordnet, dass die älteren innerhalb der Fächer, die jüngeren zwischen je zwei Scheidewandpaaren zu stehen kommen. Häufig ist das ventrale Septum von dem dorsalen in der Größe verschieden. Dasselbe gilt auch für stockbildende Formen von Aporosen, z. B. für Stylophora.

2) Madrepora variabilis Klz. (s. Fig. 8).

Auch diese Form, von welcher ich reiches Material der Güte Prof. Haeckel's verdanke, stimmt in allen hier maßgebenden Punkten mit der eben beschriebenen Caryophyllia überein. Bei den Endkelchen sind 6 Paar Scheidewände, innerhalb derselben 6 größere und zwischen ihnen 6 kleinere Sternleisten vorhanden. Bei den Seitenkelchen (s. Fig.) ist die Zahl der Scheidewände die gleiche, aber die Zahl der Septen beträgt in der Regel nur 6 und diese stehen (wie bei den vorigen die größeren) innerhalb der Fächer. Dorsal-

[1] Memoire sur les Antipathaires. Ann. d. sc. nat. 1864 u. 65.

[2] Zur Phylogenie der Antipatharien. Morph. Jahrb. 1878. Suppl.

und Ventralfach entspricht den schon von Anderen beschriebenen 2 größeren Tentakeln und 2 größeren, oft mit einander verschmelzenden Septen, die in einer Ebene liegen, welche durch die Hauptachse des Astes, dem der untersuchte Polyp zugehört, gelegt wird.

3) Zoanthus (Palythoa) Axinellae (Fig. 1—6).

Der gröbere Bau dieser Art ist sehr leicht zu demonstriren. Zerlegt man ein in Alkohol gehärtetes Exemplar mit der Schere in Querschnitte von ca. 1 mm Dicke und lässt diese in Wasser aufweichen, so kann man durch Betrachten derselben von beiden Seiten mit der Lupe die Scheidewände, Filamente u. s. w. in ihrer Anordnung ohne Schwierigkeit übersehen. Das Studium des feineren Baues, von dem hier besonders die Muskelfasern von Interesse sind, bietet dagegen, wegen der harten Fremdkörper in der Leibeswand, einige Schwierigkeiten, welche sich aber durch Anwendung der Schliffmethode leicht überwinden lassen. Als Resultat der Untersuchung ergiebt sich Folgendes:

Das Schlundrohr besitzt einen ovalen Querschnitt und zeigt eine tiefe »ventrale« Furche, die in der Längsachse des Schlundrohrquerschnitts liegt. Letztere theilt den Polypen in zwei symmetrische Hälften. Scheidewände (s. Fig. 1 u. 5) sind normal[1] 32 vorhanden, von denen 18 Filamente tragen und ihrer ganzen Länge nach mit dem Schlundrohr verwachsen sind, während die übrigen 14 nur an den oberen Theil des Schlundrohrs sich befestigen und weiter unten einen freien unverdickten Rand besitzen. Bezeichnet man die Filamentscheidewände jeder Hälfte, von den dorsalen anfangend mit den Zahlen 1—9 (s. Fig. 1), so ergiebt sich für die kleinen Scheidewände folgende Vertheilung: zwei stehen zwischen 1 u. 1, eine zwischen 1 u. 2, zwischen 2 u. 3 keine, dann wieder je eine zwischen 3 u. 4, 5 u. 6, 6 u. 7, 7 u. 8, während dieselben zwischen 8 u. 9 und 9 u. 9 fehlen. Dabei erscheinen alle Scheidewände, besonders

[1] Ich finde wenigstens diese Anzahl bei allen Schliffen und bei mehreren Spiritusexemplaren von verschiedener Größe (allerdings alle demselben Busch angehörend), welche ich eben durchmustere. Meine Fig. 3 u. 4 zeigt dagegen nur 16 große und 12 kleinere Scheidewände, aber in gleicher Vertheilung wie Fig. 1 u. 5. Es kann nun sein, dass dieses Exemplar eine Ausnahme von den übrigen macht, oder dass ein Irrthum beim Zeichnen sich eingeschlichen hat. Ein solcher ist wohl der Natur der Sache nach verzeihlich. Übrigens liegt es mir fern die Konstanz der Zahl der Scheidewände für die beschriebene Art zu behaupten, noch weniger aber das gewonnene Resultat auch auf die übrigen Zoanthinen auszudehnen.

deutlich auf Querschnitten durch den oberen Theil des Schlundes (s. Fig. 4 u. 5) durch Zusammenrücken zu Paaren vereinigt, deren Anordnung durch folgendes Schema (die kleineren Scheidewände durch 0 bezeichnet) dargestellt ist:

Paare s. Fig. 1 u. 5:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	0—1	0—2	3—0	4—0	5—0	6—0	7—0	8—9.

Die Muskulatur der Scheidewände ist in verschiedener Höhe verschieden ausgebildet, an Schliffen und Schnitten durch den eingestülpten Theil des Polypen, also da, wo die Muskeln am kräftigsten ausgebildet erscheinen, zeigen sie auf dem Querschnitt einer Scheidewand folgende Vertheilung (s. Fig. 6): Zunächst dem Ansatz an der Leibeswand liegen senkrecht verlaufende, einer ebenen Fläche aufliegende, ziemlich starke Fasern M_1, welche ungefähr drei Viertheile der Seite, welche ich Wulstseite nennen will, einnehmen, während sie sich nur über etwa ein Viertheil der ganzen Breite der anderen Seite erstrecken und an den übrigen drei Viertheilen durch dünne Fasern m, welche auf vorspringenden Leisten der Stützsubstanz liegen, ersetzt werden. Auf der Wulstseite befindet sich, mehr nach dem Schlund zu gerückt, ein massiger Streifen von mehrfach über einander liegenden, etwas schräg verlaufenden, sehr dicken Fasern M_2, welche ich zusammen als Muskelwulst bezeichne, ohne jedoch die Homologie desselben mit den Muskelwülsten (Fahnen) der Actinien und Alcyonarien bestimmt aussprechen zu wollen. Die Muskelwülste sind an den Scheidewänden der einzelnen Paare so orientirt, dass sie immer einander abgekehrt sind, nur im Paar I u. VIII liegen sie auf denselben Seiten (s. Fig. 5). Würde man desshalb die einzelnen Scheidewände in etwas anderer Weise zu Paaren vereinigen, nach dem Schema[1]:

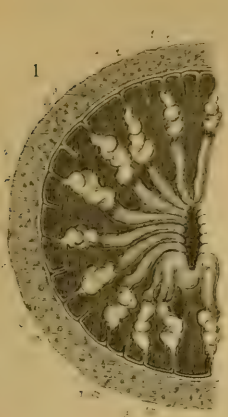
0—0	1—0	2—3	0—4	0—5	0—6	0—7	0—8	9—9

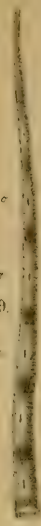
so würde die Anordnung der Muskelwülste ganz mit der bei den Actinien beobachteten übereinstimmen, indem in allen Fächern die Muskelwülste sich einander zukehrten, und nur im Dorsal- und Ventralfach von einander abwenden.

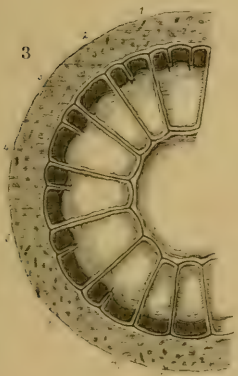
Darmstadt, 1880.

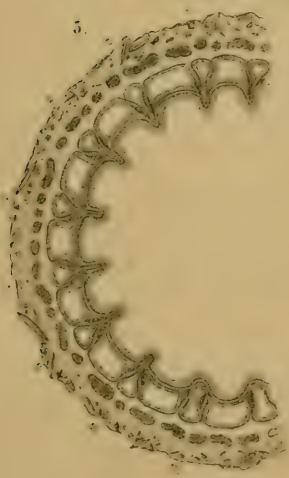
---

[1] Trotzdem diese zweite Art der Zusammenordnung auf den ersten Blick als die allein richtige erscheint, möchte ich doch für eine definitive Entscheidung noch die Anatomie anderer Zoanthinen und besonders auch deren Entwicklungsgeschichte kennen, welche letztere wahrscheinlich für die vorliegende Frage wichtige Aufschlüsse bietet.









G.v.Koch fec.

Wilh. Engelmann, Leipzig

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

In allen Figuren bedeutet: *e* Ektoderm, *f* Filament, *g* granulirte (Nerven-) Schicht, *h* Zwischensubstanz, *k* verkalkte Zwischensubstanz, *m* Muskel, *n* Entoderm, *o* Öffnung, *s* Schlund, *t* Tentakel.

Fig. 1—6. Zoanthus Axinellae. Fig. 1. Ein Exemplar, dessen basaler Theil weggeschnitten ist, von unten gesehen. Die Leibeswand, die Scheidewände und der untere Theil der Filamente durchschnitten, der obere, gerade Abschnitt der Filamente und das Schlundende in der Ansicht von oben gezeichnet. Vergrößerung 10fach. — Fig. 2. Ansicht der ventralen Schlundfalte, etwas aus einander gezogen. Vergrößerung 15fach. — Fig. 3. Ein Exemplar, dessen untere Hälfte durch einen Schnitt, der etwa in die Mitte des Schlundes fällt, abgetragen ist, von unten gesehen. Vergrößerung 10fach. — Fig. 4. Ein Exemplar, dessen obere Hälfte ein wenig höher als bei Fig. 3 abgetragen ist, von oben gesehen, an einigen Stellen sind Reste der zurückgekrümmten Tentakel zu sehen, der Verlauf der großen Scheidewände ist durch punktirte Linien angedeutet. Vergrößerung 10fach. — Fig. 5. Querschliff ungefähr in der Höhe wie Fig. 4, zeigt unter Anderem die Vertheilung der Muskelwülste. Vergrößerung 15fach. — Fig. 6. Einzelne Scheidewand des Fig. 5 abgebildeten Schliffes 300fach vergrößert, um die Vertheilung der verschiedenen Formen von Muskelfasern deutlicher zu zeigen.

Fig. 7. Querschliff von einer jungen Caryophyllia cyathus, welcher die Anordnung der Muskelwülste erkennen lässt.

Fig. 8. Querschliff eines Seitenkelches von Madrepora variabilis Klunz., ebenfalls zur Demonstration der Muskelanordnung und des Verhältnisses der Scheidewände zu den Sternleisten.

Fig. 9—11. Cereanthus membranaceus H. — Fig. 9. Ein Randtentakel in natürlicher Größe von der Innenseite gesehen, mit den Spalten *o*. — Fig. 10. Querschnitt eines solchen Tentakels durch die Mitte einer Spalte 50fach vergrößert. — Fig. 11. Ähnlicher Querschnitt am Ende einer Spalte in gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 12. Eine junge Cereanthide 2fach vergrößert.

Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen.

Von

Georg Ruge.

Mit Tafel XVII—XIX.

Das Brustbein der Säugethiere und namentlich dasjenige des Menschen ist in seinen mannigfaltigen Zuständen seit langer Zeit untersucht. Für eine Anzahl der aufgefundenen Thatsachen fehlt aber bis jetzt noch, wie ich glaube, eine befriedigende Erklärung. Dieses rührt daher, dass weder das ontogenetische Verhalten der einzelnen Sternalabschnitte hinreichend aufgeklärt worden ist, noch mancher einzelne Thatbestand an den ausgebildeten Zuständen bisher die rechte Würdigung fand. Die in Folge dessen noch bestehenden Lücken sind von ganz verschiedener Art, so dass sie durch die folgenden Untersuchungen nur nach einer Richtung hin ausgefüllt werden können. Zum Ausgangspunkte der Untersuchungen diente fast ausschließlich das menschliche Brustbein, für dessen Wahl ich mich desshalb entschloss, weil die Kenntnis der Entwicklungsvorgänge gerade am menschlichen Brustbeine für die Beurtheilung mancher Erscheinungen an diesem Skelettheile bei den Säugethieren überhaupt viele günstige Anhaltspunkte darbietet. So lässt das menschliche Brustbein durch das Fortbestehen der Sternoclavicularverbindung, die bei manchen Säugethieren verschwunden ist, manche Frage behandeln, welche bei jenen aus dem Bereiche der Prüfung gerückt sind. Um noch eines anderen Momentes zu erwähnen, so durfte man bei dem Hinweise auf die vielfachen Reductionserscheinungen, welche am distalen Abschnitte des menschlichen Sternum vielleicht deutlicher als irgendwo zur Schau treten, einen Aufschluss über die Bedeutung der distalen

Anhangsgebilde des Sternum erwarten. Durch die Beziehungen aber, welche die beim Menschen gewonnenen Resultate zu den Verhältnissen bei anderen Wirbelthieren darboten, hat sich gleichzeitig auch Einiges über den Werth der bestehenden Angaben feststellen lassen. Was letzteren Punkt betrifft, so gehe ich hier auf zwei Ansichten über die Genese des Brustbeines ein, welche, trotzdem sie dem ganzen Wesen nach verschieden zu einander sich verhalten, beide bis in die neueste Zeit Geltung behalten haben. Aber da, wo auf diese Weise Gegensätze in unsere Anschauungen über die Entstehung eines Organsystemes sich einschleichen, werden sich nothwendig irgend wo Irrthümer nachweisen lassen. Wie es sich mit den Ansichten über die Genese des Brustbeines verhält, mögen die folgenden Zeilen darthun.

Die eine der beiden Auffassungen finde ich durch Rathke, die andere durch Bruch vertreten.

Beobachtungen, welche Rathke[1] am Hühnchen angestellt hat, führten zu dem Ergebnisse, dass das Brustbein anfänglich aus zwei von einander völlig getrennten Seitenhälften bestehe, welche in ihrer ganzen Ausdehnung von einander entfernt liegen, aber nicht gleichmäßig weit, indem ihre vorderen Enden in näherer Beziehung zu einander stehen, als die hinteren. Während am achten Bebrütungstage die Seitenhälften des Brustbeines hinten noch weit von einander entfernt sich befanden, so waren sie vorn bereits in gegenseitiger Berührung; am 10. Tage erschienen sie der ganzen Länge nach verwachsen. Als Spuren ihrer früheren Lage bestanden nur noch schmale und wenig tiefe, nach der ganzen Länge des Brustbeines verlaufende Furchen. Auf Grund anderer Beobachtungen konnte dann Rathke wie für die Vögel so auch für die Säugethiere (Schwein) einen im Wesentlichen gleichen Entwicklungsmodus des Brustbeines nachweisen, da auch bei ihnen das Brustbein, welches gleichfalls wie bei den Vögeln später als die Rippen seine Entstehung nimmt, aus zwei seitlichen Hälften sich bildet. Es stehen diese Anfangs weit von einander, rücken später aber allmälig näher, kommen darauf zur gegenseitigen Berührung und verschmelzen schließlich mit einander (s. S. 365).

Im Jahre 1854 dehnte Rathke[2] seine Untersuchungen auf die Zustände bei den Reptilien aus und bestätigte auch hier seine alten,

---

[1] Zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, eine Bemerkung. Müller's Archiv. Jahrg. 1838. pag. 361.

[2] Über den Bau und die Entwicklung der Saurier. Ein Programm, durch

über die Genese des Brustbeines gewonnenen Anschauungen. Verschieden weit entwickelte Embryonen von Lacerta agilis und Krokodilen stellten das Material.

Es heißt auf pag. 21:

Das Brustbein besteht auch bei diesen Reptilien, wie nach früher gemachten Mittheilungen bei den Vögeln und Säugethieren, anfänglich aus zwei ziemlich geraden und an Gestalt und Größe einander gleichen Streifen einer festen Zellenmasse, die in der vorderen Hälfte des Rumpfes divergirend von vorn nach hinten gehen, mehrere auf einander folgende Rippen je einer Seitenhälfte unten mit einander vereinigen, im Ganzen weit von einander entfernt liegen und durch einen Theil der unteren Vereinigungshaut mit einander verbunden werden. Allmälig rücken sie darauf einander näher und kommen nach einiger Zeit ganz vorn, dann nach und nach immer weiter nach hinten zu einer gegenseitigen Berührung.

Und weiter heißt es (pag. 22):

Wie die Seitenhälften des Brustbeines vorn zuerst zusammengetroffen sind, verschmelzen sie auch mit einander von ihren vorderen Enden allmälig immer weiter nach hinten zu. Bezüglich dieses Vorgangs findet jedoch zwischen den genannten Reptilien und den höheren Wirbelthieren in so fern eine erhebliche Verschiedenheit statt, als bei den letzteren die Seitenhälften des Brustbeines ihrer ganzen Länge nach, bei den ersteren hingegen nicht der ganzen Länge nach verschmelzen. Hinten nämlich bleiben sie bei den genannten Reptilien auf einer mäßig langen Strecke getrennt, und diese ihre hinteren Theile stellen nach vollendeter Ausbildung des Brustbeines die beiden Hörner desselben dar.

Ganz ähnlich spricht sich Rathke[1] auch später in seinen Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile aus, wo den Gegenstand seiner Forschung Alligator lucius, Alligator sclerops und Crocodilus acutus bilden.

Wenn nun Rathke einmal durch seine Untersuchungen bemüht war, den Nachweis dafür zu liefern, dass der Entwicklungsmodus des Brustbeines bei allen Classen der Wirbelthiere ein wesentlich gleichartiger sei, so hat dieser Forscher noch das Verdienst, bei den

---

welches die am 1. November dieses Jahres stattfindende Eröffnung des neuen anatomischen Gebäudes der königlichen Albertus-Universität anzeigt Dr. Heinrich Rathke. Königsberg 1853.

[1] pag. 63. Braunschweig 1866. Herausgegeben von W. v. Wittich.

Sauriern auf eine Reihe von Zuständen hingewiesen zu haben, welche die verschiedensten Entwicklungsstadien irgend eines höheren Wirbelthieres zu veranschaulichen vermögen.

So fand Rathke[1] einen sehr niedrigen Zustand bei Aconthias Meleagris ausgebildet, bei welchem Thiere die zwei Seitenhälften des Brustbeines einander zwar sehr nahe liegen, aber das ganze Leben hindurch noch zu keiner gegenseitigen Vereinigung kommen. Die erste Berührung der Sternalleisten ist bei den Krokodilen an den proximalen Abschnitten angedeutet. Hier erscheint der Verwachsungsprocess eingeleitet, er schreitet weiter fort, so dass uns das Brustbein schließlich als »eine einfach geformte und undurchbrochene Platte bei den Sauriern der Gattungen Ophisaurus, Anguis und Pseudopus entgegentritt«[2]. Wenn dabei die Seitenhälften des Brustbeines in einer verhältnismäßig großen Ausdehnung auftreten, verwachsen dieselben nur selten ihrer ganzen Länge nach, wie man es z. B. bei Gongylus ocellatus wahrnehmen kann.

Obgleich uns nun Rathke durch seine vortrefflichen Untersuchungen die Vermuthung nahe legt, dass die Brustbeinhälften aus den mit ihnen zusammenhängenden Rippen entstehen, so findet sich doch nirgends in den angeführten Aufsätzen eine bestimmte Angabe hierüber. Besteht mithin auch nirgends ein zwingender Grund, sondern höchstens die Vermuthung, dass die Rippen als die Ausgangspunkte der Bildung des Brustbeines nach Rathke aufzufassen seien, so ist doch das Fehlen von gegentheiligen Thatsachen von Belang. Nur durch die Behauptung, dass die zwei Seitenhälften des Brustbeines bei Anguis fragilis fern von den Rippen sich bilden[3] und durch den Umstand, dass Rathke diese bei Blindschleichen angenommene Bildungsweise des Sternum mit derjenigen anderer Wirbelthiere nicht in Zusammenhang gebracht hat, stellt er uns die Annahme von zwei ganz differenten Entstehungsarten eines und desselben Skelettheiles frei. Da es nun aber sofort einleuchtet, dass ein gleichzeitiges Bestehen von zwei verschiedenen Ansichten über die Genese des Brustbeines unwissenschaftlich ist und dass auf diese Weise die Berechtigung der Homologisirung der Theile gänzlich aufgehoben wird, so dürfen wir wohl Rathke nicht im Ernste zumuthen, für jene sich widersprechenden Auffassungen eingetreten zu sein. Von Interesse ist

---

[1] Über den Bau und die Entwicklung des Brustbeines der Saurier.

[2] l. c. pag. 25.

[3] Über den Bau und die Entwicklung etc. pag. 24.

es aber immerhin, von diesem Forscher bereits Thatsachen aufgefunden zu wissen, welche zu zwei ganz heterogenen Deutungen Veranlassung geben können, dass nämlich das Brustbein entweder als ein Abkömmling der mit ihm verbundenen Rippen aufzufassen sei, als solcher von letzteren zuweilen sich loslöse, oder aber dass das Brustbein in loco entstehe, um, wie es ja in den meisten Fällen verbunden erscheint, secundär mit den Rippen sich zu vereinigen. Für die erstere Art der Entstehung des Sternum traten Parker[1], Götte[2], Kölliker[3], Hoffmann[4] und andere Forscher ein, und es konnte sogar nachgewiesen werden, dass die erste Anlage der Brustbeinhälften durch Anschwellen und späteres Verwachsen der medialen Rippenenden zu Stande kommt. Auch ist es Götte unter Anderem gelungen, die Rathke'sche Behauptung betreffs der Genese des Brustbeines bei Anguis fragilis als irrig darzustellen, indem er bei Embryonen noch einen Zusammenhang mit Rippen wahrnahm, welcher sich allerdings sehr bald löste.

Zu Gunsten der selbständigen in loco stattfindenden Genese des Sternum spricht sich Bruch[5] aus. Nach seinen eigenen Angaben über Untersuchungen an Vögeln und Säugethieren entsteht das Brustbein nach dem Schlusse der Bauchplatten aus zwei seitlichen Knorpelstreifen, die sich erst an den Enden berühren, dann auch in der Mitte einander entgegenwachsen. Die Rippenknorpel der echten Rippen, die nach Rathke nur unverknöcherte Theile der Rippen sein sollen, treten bei Säugethieren und beim Hühnchen als gesonderte Knorpelkerne auf und stoßen erst später mit dem Brustbeine einer- und den Rippenkörpern andererseits zusammen, um theilweise zu verschmelzen. Bruch bringt für seine Ansicht, die der durch Rathke schon so mannigfaltig begründeten entgegensteht, keine weiteren Belege. Wenn seine Angaben schon desshalb einiges Misstrauen er-

---

[1] Parker, A Monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the Vertebrata 1868. London.

[2] Die Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875, und Beiträge zur vergleich. Anatomie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIV.

[3] Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879.

[4] C. K. Hoffmann, Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren und des Menschen. Niederländ. Archiv für Zoologie. Bd. V.

[5] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems von Dr. Carl Bruch. Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften. Bd. XII. Zürich 1852. P. 16.

regen, so geschieht dies ferner noch aus dem Grunde, dass dieselben allem Anscheine nach sehr zu Gunsten des in seiner Abhandlung sich findenden, gewiss unrichtigen Satzes sprechen sollen, nach welchem eine Abgliederung einzelner Skelettheile von einem gemeinschaftlichen Knorpelstücke eine Seltenheit sei (l. c. pag. 12).

Bevor ich auf die Angabe eines anderen für die selbständige Genese von Skelettheilen eintretenden Forschers eingehe, ist hier eine Beurtheilung der von Rathke und Bruch herrührenden Ansichten über die genetischen Verhältnisse des Brustbeines am Platze. Wir wollen zunächst von der thatsächlichen Begründung derselben absehen, da diese Aufgabe mit dem Zwecke der von mir unternommenen Untersuchung zusammenfallen wird; allein eine Prüfung des von jenen beiden Autoren vertretenen Standpunktes mag hier eine Stelle finden. Durch Rathke wird das Sternum mit anderen, bekannten Skeletbildungen, den Rippen, in Zusammenhang gebracht. Es wird von letzteren abgeleitet. In so fern also in den Rippen die Grundlagen gegeben sind, aus deren Veränderungen die Anlage des Sternum hervorgeht, ist das Brustbein kein absolut neues Gebilde. Es ist ein Sonderungsproduct der Rippen, und kann, wie der Vorgang seiner Entstehung ein allmäliger ist, auch in dieser allmäligen, von den Rippen aus sich einleitenden Genese phylogenetisch gedacht werden. Anders stellt sich die Sache nach Bruch. Das Brustbein hat ihm zufolge keinen primitiven Zusammenhang mit den Rippen. Es ist ein absolut neuer Skelettheil, der seine Verbindung mit anderen, eben den Rippen, erst zu gewinnen hat. Der Ausgangspunkt der Genese des Sternum ist also ein unbekannter, im morphologischen Sinne. Nach Rathke lässt sich das Brustbein aus Anpassungserscheinungen herleiten, welche die Rippen durch allmählich neu erworbene Zustände des Organismus darbieten. Dadurch hingegen, dass Bruch das Sternum in loco entstehen lässt, leistet er Verzicht darauf, etwas über die Abstammung jenes Skelettheiles auszusagen. Es kann ja allerdings Thatsache sein, dass an einem bestimmten Orte plötzlich neue und ganz heterogene Gebilde auftreten, eine Thatsache, die wir immerhin anerkennen müssen, aber als unverständlich, wenn sich kein Causalmoment dafür finden lässt. Dasselbe fehlt nach den Bruch'schen Angaben, nach denen von Rathke ist es vorhanden: es findet sich in den gegen einander wachsenden Rippenanlagen. Um so viel also, als durch Rathke ein genetischer Zusammenhang des Gebildeten mit etwas bereits Vorhandenem dargethan wird, stellt sich die Rathke'sche Auffassung höher als

jene von Bruch, die einen solchen Zusammenhang nicht zugesteht. Sahen wir bereits, dass durch neuere Forscher die alte Rathke'sche Anschauung erhärtet wurde, so ist aber auch die Bruch'sche Auffassung von der unabhängigen Entstehung des Sternum nicht ganz unvertreten geblieben. Götte[1] behauptet in seiner Entwicklungsgeschichte der Unke (pag. 619) eine solche Entstehung zwar nicht für das ganze Sternum, sondern nur für einen bei den höheren Wirbelthieren sich findenden Abschnitt desselben, den Processus ensiformis. Da ich diesem Gebilde ganz besonders meine Aufmerksamkeit gewidmet habe, so erwähne ich hier die von Götte herrührende Ansicht, obgleich Götte dieselbe, jedoch ohne jegliche triftige Gründe, wieder aufgab, um für eine andere, aber eben so wenig sichergestellte Meinung einzutreten, nach welcher der Processus ensiformis aus den Sternalleisten herauswachsen solle. Ähnlich erging es Götte mit seiner Behauptung, dass das Manubrium sterni aus dem Schlüsselbeine entstehe. Diese Anschauung modificirte Götte auf Grund neuer Untersuchungen dahin, dass das Manubrium zum Theil wenigstens einen costalen Ursprung besitze (l. c. pag. 564). Wenn Götte in der Entwicklungsgeschichte der Unke am Brustbeine der Säuger drei morphologisch differente Bildungen folgender Art unterscheidet:

a. Abgliederungsproducte der Rippen — costales Brustbein, Brustbeinkörper,

b. Abgliederungsproducte des Schultergürtels — claviculares oder coracoidales Brustbein,

c. Anhangsgebilde der äußeren Segmentschicht — Schwertfortsatz; so sind seine modificirten Anschauungen über das Sternum der Säugethiere einheitlicher. Nach ihnen geht der Haupttheil des Brustbeines aus Rippen und einem Abschnitte des Episternum hervor, während der Processus ensiformis als ein ausgewachsenes Anhangsgebilde des Sternum gedacht wird. (Beiträge zur vergl. Anatomie des Skeletsystems etc.)

Nach der alten Annahme Götte's von der Zusammensetzung des Brustbeines aus drei, auf ganz verschiedene Art entstehenden Theilen, wird die bisher angenommene Homodynamie der Sternaltheile aufgehoben, und Manubrium, Körper und Schwertfortsatz nicht als verschiedene Abschnitte eines einheitlichen Organes, sondern als ursprünglich einander ganz fremde Bildungen hingestellt, welche

[1] Beitr. z. vergl. Anatomie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIV. p. 561.

secundär mit einander sich verbinden. Was den Werth einer localen Entstehung des Processus ensiformis anlangt, so ist diese Anschauung eben so zu beurtheilen, wie die vorher besprochene Bruch'sche gegenüber der von Rathke.

Hier auf eine von Götte selbst wieder verlassene Ansicht einzugehen, bestimmt mich der Umstand, dass Götte uns keinen einzigen triftigen Grund angiebt, wesshalb er die alte Meinung von der selbständigen Entstehung des Processus ensiformis aufgegeben und die neue ausgesprochen hat, nach welcher der Processus ensiformis aus den Sternalleisten herauswachse; so dass die erste Ansicht, wie ich glaube, mit Fug und Recht wieder aufgenommen werden könnte. Und die Angabe einiger Argumente für das Verlassen der alten Annahme wäre schon desshalb geboten gewesen, da Götte früher aus ihr so weite Schlüsse zog und den Processus ensiformis ohne Bedenken mit dem ebenfalls »in loco entstehenden Hyposternum« der Amphibien, neuerdings aber mit den Brustbeinhörnern der Reptilien homologisirte.

Darin allein wird man wohl kein beweiskräftiges Zeugnis für das einfache Auswachsen des Processus ensiformis aus dem Sternum finden wollen, dass Götte einmal bei einem Kaninchenembryo (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XIV, Taf. XXXI, Fig. 25) an den Sternalleisten ganz kurze Fortsatzbildungen erblickte; denn warum müssen gerade die kurzen Fortsätze des Sternum die Anlagen des Schwertfortsatzes sein? da in der Medianlinie bei älteren Embryonen andere Skelettheile sich vielleicht erst entwickeln, welche die eigentliche Anlage des Schwertfortsatzes darstellen; oder aber es könnte der Schwertfortsatz zu gewissen Zeiten mit Rippen in Verbindung gestanden und aus diesen seine Entstehung genommen haben. Auf beide Möglichkeiten ist in Götte's hierher bezüglichen Untersuchungen keine Rücksicht genommen worden.

Noch aus einem anderen Grunde erwähne ich hier die alte Götte'sche Ansicht. Götte lässt nämlich die Behauptung über die locale Genese des Schwertfortsatzes fallen, hält aber dieselbe noch aufrecht für das »Hyposternum« der Amphibien, mit welchem er den Schwertfortsatz einst für homolog erklärte.

Es lässt sich nun, wie ich glaube, deutlich zeigen, dass alle die Argumente, welche für diese Ansicht ins Feld geführt sind, nicht nothwendig für diese sprechen, dass vielmehr die vorliegenden Beobachtungen vortrefflich als neue Belege für die Ableitung des Hyposternum der Amphibien aus Rippen zu verwerthen sind, wodurch wir

allerdings ein Verständniss für die Genese jenes Gebildes uns verschaffen können, was uns durch die Annahme einer selbständigen Entstehung nicht ohne Weiteres gewährt wird.

Götte bestreitet, dass die Anuren ein costales Brustbein besitzen, da zu keiner Zeit in der Ontogenese ein Zusammenhang von ventralen Knorpelstücken mit Rippen nachzuweisen sei, und dieses allein den Nachweis hierfür liefern könne; der von vielen Forschern als Sternum gedeutete Skelettheil sei kein solches, sondern von Bildungen herzuleiten, welche selbständig in einer zwischen den Epicoracoidea und einem »bauchrippenähnlichen« Knorpelstücke befindlichen Verbindungsmembran bei Urodelen (Salamandra macul.) und Anuren (Bombinator igneus) auftreten. Diese Bildungen trennt Götte scharf von anderen Knorpelmassen, die sich bei den Urodelen sowohl als auch bei einigen Anuren (Bombinator igneus) in der Linea alba und den angrenzenden Zwischensehnen des geraden Bauchmuskels zu mehreren Paaren (bei Urodelen) oder zu einem Paare (Bombinator igneus) auffinden lassen (Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XIV). Diese Beobachtungen scheinen uns sehr werthvoll zu sein, aber nicht in der Götte'schen Art verwerthet werden zu müssen. Denn vor Allem muss es als unbewiesen gelten, dass die Verbindungsmembran zwischen den Epicoracoidea und den »bauchrippenähnlichen« Knorpelstücken eine solche Bedeutung besitze, wie sie ihr Götte zuschreibt, nach welchem die in ihr auftretenden Gebilde als in engster genetischer Beziehung zum Schultergürtel aufzufassen seien. Denn warum bringt man denn nicht jene Gebilde in den engsten Zusammenhang mit den »bauchrippenähnlichen« Knorpeltheilen, da an diese jene Membran sich eben so gut anheftet wie an den Schultergürtel? Das könnte man mit demselben Rechte thun, und warum soll gerade der Schultergürtel das Vorrecht haben, im Besitze jener in der Membran auftretenden Gebilde zu sein? zumal die Membran ja selbst als etwas ganz secundäres zu betrachten ist: sie entwickelt sich erst mit der ventralen Ausdehnung der Epicoracoidea. Was zwingt uns ferner, mit Götte die in der Verbindungsmembran auftretenden Knorpelelemente ganz von den »bauchrippenähnlichen« Elementen zu trennen? Ich sehe keinen andern Grund aufgeführt als den, dass die Gebilde in jener Membran auftreten, aber darin liegt eben, wie ich meine, kein die Götte'sche Behauptung beweisendes Argument, weil wir die der Verbindungsmembran gezollte Bedeutung nicht anerkennen können. Vielmehr überzeugen uns die Abbildungen, welche uns Götte über die Verhältnisse bei Salamandra maculosa auf Tafel XXXIII,

Fig. 54 u. 55 seiner Abhandlung giebt, nur davon, dass beide Gebilde, das spätere »Hyposternum« und die Knorpelelemente der Medianlinie, durch die Lagerung und den engen Zusammenhang beider in einer sehr nahen genetischen Beziehung zu einander stehen. Wäre auch wirklich ein getrennter Ursprung beider sicher gestellt, so erscheint mir trotz GÖTTE nichts wahrscheinlicher, als dass die zum »Hyposternum« sich entwickelnden Theile als homodyname Gebilde jener in den Zwischensehnen der Bauchmuskeln auftretenden Knorpelmassen bei den Urodelen aufzufassen seien, denn diese erscheinen ja bei einem jungen Exemplare von Menopoma (GÖTTE Fig. 57) auch bis in die Regionen der Epicoracoidea entwickelt. Bei der allmäligen Rückbildung dieser Zwischensehnenknorpel, wie sie bei den Urodelen eingeleitet und bei den Anuren mit Ausnahme von Bombinator igneus vollendet erscheint, können gerade die dem Schultergürtel benachbarten Gebilde, eine zweckmäßige Verwendung erhalten und sich mächtiger zum Hyposternum entfalten. Hiergegen scheinen nun keine andern Gründe zu sprechen, als die GÖTTE'schen, welche ich als nicht stichhaltig betrachten kann. Und so sehe ich denn die schönen Beobachtungen GÖTTE's in einer Weise gedeutet, durch welche wir dem Verständnisse für die Bedeutung des besagten Skelettheiles nicht näher, sondern ferner gerückt werden. Ließe sich nun aber in der That das »Hyposternum« der Amphibien von den knorpligen »bauchrippenähnlichen« Gebilden der Urodelen ableiten, wogegen keine Thatsachen zu sprechen scheinen, wofür aber noch neue Argumente beigebracht werden müssen, so tritt die Frage an uns heran, ob denn die »bauchrippenähnlichen« Gebilde nicht mit primitiveren Einrichtungen des Wirbelthierskeletes zu vergleichen seien. GÖTTE bringt sie mit den Bauchrippen der Reptilien in Zusammenhang. Mag diese Anschauung richtig sein oder nicht, jedenfalls ist hierdurch in keiner Weise etwas Neues über die Bedeutung, d. h. die Genese ausgesagt: denn es bleiben uns die Bauchrippen der Reptilien und der Amphibien wie früher Gebilde sui generis. Durch die neuen GÖTTE'schen Beobachtungen wird man aber, wie ich glaube, unwillkürlich darauf geführt, bei den »Bauchrippen« der Amphibien an eine Abstammung aus Rippen zu denken. Dafür scheint mir die metamere Anlage dieser Gebilde bei Menopoma und deren Lagerung in den Zwischensehnen der Bauchmuskeln zu sprechen. Wir wissen nämlich, dass es die Rippen sind, welche, wenn sie sich rückbilden, in den Muskeln zuweilen Zwischensehnen zurücklassen. Das ist uns unter Anderem vom Menschen bekannt, wo sich nicht selten von den Enden der

unteren Rippen, Sehnen in die breiten Bauchmuskeln erstrecken, zuweilen derartig, dass mit den Sehnen verbundene oder ganz isolirte Knorpelreste weiter medialwärts in der Verlängerung der Zwischensehnen sich erhalten. Wenn man nun keinen Anstoß daran nehmen kann, die Zwischensehnen in den breiten Bauchmuskeln mit der Reduction von Rippen in Zusammenhang zu bringen, so denke man ferner an die Zustände bei den Fischen und an das verwandtschaftliche Verhältniss letzterer zu den Amphibien. Bei den Fischen erblicken wir in der mächtigen Entfaltung der Rippen eine primitive Einrichtung und setzen eine ähnliche bei den Amphibien voraus, wie ja auch manche andere Gründe für die Annahme sprechen, dass die Amphibien ebenfalls in größerer Ausdehnung einst Rippen besessen haben. Entstehen nun aber die Zwischensehnen der Bauchmuskeln häufig durch die Rückbildung der Rippen und haben die Amphibien Rippen besessen, so liegt der Gedanke nicht ganz fern, die Zwischensehnen bei den Amphibien ebenfalls auf die Rückbildung der Rippen zu beziehen, so wie die in den Sehnen auftretenden Knorpelelemente als Überreste von Rippen zu deuten. Dass sich solche gerade in der Medianlinie erhalten und allmälig mit der mächtigeren Entfaltung des Schultergürtels in Beziehung zu diesem treten, lässt sich wohl aus der Einwirkung des Schultergürtels mit seiner Muskulatur auf die Nachbarorgane erklären.

Diese Worte mögen genügen, um darzuthun, dass die Anschauung einer selbständigen, aus keinen primitiven Zuständen herzuleitenden Entstehung der Organe uns entbehrlich und durch eine verständlichere zu ersetzen ist. So verhält es sich mit der Bruch'schen Ansicht über die Genese des Brustbeines, in gleicher Weise mit den Götte'schen Anschauungen vom Processus ensiformis der Säugethiere und vom »Hyposternum« der Anuren.

Meine Arbeit habe ich in folgende drei Capitel eingetheilt:

1) Erste Entwicklung des Brustbeines bis zur völligen Verschmelzung der Sternalleisten.
2) Entwicklung des Processus ensiformis.
3) Über die Entwicklung der Sternoclavicular-Verbindung beim Menschen.

I. Capitel.

Entwicklung des Brustbeines bis zur völligen Verschmelzung der Sternalleisten.

1) Das jüngste zur Untersuchung gekommene Stadium ergiebt sich bei einem ca. 3 cm langen Embryo. An dem in Glycerin aufgehellten Präparate bot die Flächenansicht Folgendes dar: Jederseits verlaufen sieben Rippen leicht gebogen gegen die Medianlinie des Körpers (Fig. 1). Medial von der Biegung, welche bei den distalen Rippen am schärfsten ausgeprägt ist, erscheinen an den Rippen mit Ausnahme der zwei ersten Paare knorplige Anschwellungen. Diese werden proximal, indem sie zugleich medialwärts rücken, allmälig schwächer. Auf beiden Seiten sieht man parallel der Medianlinie des Körpers eine Knorpelleiste (Fig. 1 *Sl*), welche von RATHKE als »Seitenhälfte des Brustbeins« beschrieben wurde, die wir aber mit neueren Forschern als »Sternalleiste« bezeichnen wollen. Dieselbe hat jederzeit eine gleiche Breite wie die Rippen und eine Länge von etwa 2 mm. Rechts stehen mit derselben sieben, links nur fünf Rippen im Zusammenhange. Im Bereiche des ersten Rippenpaares liegen die Sternalleisten dicht bei einander, sie divergiren distal, um an ihren Enden ca. 1,2 mm weit entfernt zu sein. Der gegenseitige Abstand der gesammten Rippen ist in ihrem Verlaufe bis an die Sternalleisten ein fast gleicher, nur distal sind die Rippen bereits gegen die Mitte hin ein wenig aufwärts gerichtet und dadurch an dieser Stelle ihren proximalen Nachbarn mehr genähert. Am Übergange der Rippen in die Sternalleisten bemerkt man Andeutungen von Abgliederungen, welche an dem ersten Rippenpaare nur schwach, an dem zweiten sehr deutlich ausgebildet erscheinen und welche an den folgenden um so schwächer werden, je weiter distal man dieselben verfolgt. So ist an der rechten Seite von einer Abgliederung der siebenten Rippe noch nichts sichtbar, indem dieselbe ununterbrochen in die Sternalleiste übergeht. Das sechste Rippenpaar erscheint mit den Sternalleisten in keinem sehr innigen Zusammenhange; denn links ragt nur ein Fortsatz der Sternalleiste (*x*) der Rippe entgegen und rechts besteht nur eine ganz leichte Berührung beider. Die siebente Rippe ist links von einer Verbindung mit der sechsten gänzlich ausgeschlossen. Das achte Paar endet, wie man sich leicht überzeugen kann, frei in geringer Entfernung von der siebenten Rippe. Die neunte und zehnte lagern links bei einander, um sich an den

distalen Rand der achten Rippe anzulehnen, während rechts beide in noch weiterer Entfernung von der Mittellinie frei in der vorderen Bauchwand endigen.

Das Sternum zerlegte ich in frontale, für die mikroskopische Untersuchung taugliche Schnitte und konnte die soeben geschilderten Verhältnisse bestätigen, doch dürfte noch Einiges hinzuzufügen sein. Die Grenzschichten zwischen Rippen und Sternalleisten bestehen aus dicht gedrängten, etwas kleineren Elementen, als es diejenigen in den Rippen sind. Distalwärts werden diese Grenzschichten dadurch immer undeutlicher, dass die in ihnen befindlichen Zellen weniger von der Nachbarschaft sich unterscheiden. Vom oberen Rande der fünften linken Rippe verläuft eine Schicht aus kleineren Zellen quer durch die Sternalleiste, wodurch auch die fünfte Rippe in ähnlicher Weise wie die sechste Rippe von der Bildung der Sternalleiste ausgeschlossen erscheint. Auf dorsalen Schnitten bemerkt man links Fortsatzbildungen der Sternalleiste gegen die frei endende siebente Rippe, von welcher sich gleichfalls zarte Zellenstränge aufwärts gegen die sechste Rippe erstrecken, ohne jedoch eine Verbindung mit letzterer herzustellen.

Was die Formelemente der Sternalleisten anlangt, so ist zu bemerken, dass dieselben im distalen Abschnitte etwa halb so groß, als in den lateralen Rippenpartien und noch um ein Bedeutendes kleiner sind, als in den proximalen Abschnitten der Sternalleisten. Ihre Größe beträgt in dem einen Falle etwa 0,0033 mm, im andern 0,0066 mm.

2) An die geschilderten Verhältnisse reihen sich zunächst die Zustände bei einem vom Steiße bis zum Scheitel ca. 3,5 cm messenden Embryo an. An ihm habe ich durch die Untersuchung des Brustbeines in Glycerin bei schwacher Vergrößerung folgende auf Fig. 2 bildlich dargestellten Zustände wahrnehmen können:

Die Sternalleisten (*Sl*), welche bis zur dritten Rippe einander genähert sind, weichen weiter distal nur wenig aus einander. Eine Trennungslinie ist aber bis zum proximalen Rande des Manubrium deutlich erkennbar. Den Sternalleisten schließen sich jederseits fünf Rippen an, welche in gleicher Weise wie das sechste und siebente Rippenpaar auch hier fast in ihrer ganzen Länge gleich weit von einander entfernt bleiben und die nach unten immer weiter lateral gelegenen Anschwellungen aufweisen. Durch halbmondförmige, distal weniger scharf ausgeprägte Contouren ist das zweite bis fünfte Rippenpaar von den Sternalleisten abgegrenzt. Die Grenzlinie zwischen erster Rippe und Sternalleiste verläuft von proximal und lateral schräg

distal- und medialwärts. Das durch diese Linien abgegliederte Manubrium erscheint fast um das Dreifache so breit als der Körper des Brustbeines. Während in der Form das vorher beschriebene und dieses paarig angelegte Brustbein erheblich von einander sich unterscheiden, so stimmen doch beide darin überein, dass die siebente und auch die sechste Rippe den Anschluss an die Sternalleisten noch nicht erreichen. Diese Rippenpaare finden sich auf der linken Körperhälfte des letzteren Objectes vom Sternum völlig abgetrennt, während rechts die sechste Rippe in eine schon nähere Beziehung getreten ist. Das achte Rippenpaar bleibt vom Sternum beiderseits weit entfernt.

Das letzt beschriebene Brustbein ist, was die gegenseitige Annäherung der Sternalleisten betrifft, in seiner Ausbildung weiter vorgeschritten, aber durch das Getrenntsein der sechsten und siebenten Rippe von den Sternalleisten steht es auf einer noch tieferen Entwicklungsstufe als das zuerst beschriebene Object.

3) Brustbein eines Embryo von ca. 2,4 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserie (mit den ventralen Schnitten beginnend). In manchen Beziehungen schließt sich dieses Präparat eng an das vorige an, durch einige Zustände aber weicht es nicht unwesentlich von jenem ab. Bei einer Durchsicht der Schnitte lässt sich Folgendes feststellen: Die Sternalleisten berühren in ihren dorsalen Abschnitten einander bis zur vierten Rippe hin, während sie, wie dieses die betreffenden Schnitte zeigen, ventral in der Gegend der vierten und dritten Rippe noch von einander getrennt bleiben; es scheint demnach eine Vereinigung der Leisten an den dorsalen Abschnitten zuerst vor sich zu gehen. Das sechste und siebente Rippenpaar erreicht den Anschluss an das Sternum nicht, nur Züge von mehr indifferentem Gewebe verbinden auf einigen Schnitten das Brustbein mit der sechsten Rippe. Die Unterschiede dieses von dem vorigen Objecte erweisen sich darin, dass diejenigen Theile der Sternalleisten, mit welchen die vierten und fünften Rippen in Verbindung stehen, letzteren durch quere, die Sternalleisten durchsetzende Linien zugetheilt erscheinen (Fig. 3). Die Sternalleisten sind also nur bis zur dritten Rippe hin homogener Natur, ihre weiter distal gelegenen Abschnitte können wir noch zu den Rippen gehörig auffassen, trotzdem schon ganz schwach erkennbare, bogenförmige Contouren sichtbar sind, durch welche die vierten und fünften Rippen von der medialen Sternalpartie sich absetzen. Die gleiche Andeutung einer Abgliederung, nur in prägnanterer Weise, ist an den proximalen Rippen zu

erkennen, und selbst die erste zeigt eine derartige Erscheinung. Auf zwei Schnitten (die sechsten und siebenten Rippen sind hier am meisten dem paarigen Sternum genähert) gehen stark roth gefärbte Zellenstränge von den Sternalleisten in die peripheren Schichten der sechs Rippen über.

4) Ich reihe den soeben geschilderten Zuständen den Thatbestand bei einem ca. 2,5 cm langen Embryo an, welcher unverletzt in Schnitte zerlegt die Verhältnisse am Brustbeine vortrefflich erkennen lässt. Durch die Fig. 3*a*, welche durch Combination von mehreren auf einander folgenden, mittels der Camera entworfenen Schnitten gezeichnet ist, sind dieselben getreu wiedergegeben. Die Sternalleisten (*Sl*) erstrecken sich hier beiderseits continuirlich von der ersten bis zur achten Rippe und noch über diese hinaus, indem sie mit langen gleichmäßig breiten, distalwärts divergirenden, knorpeligen Fortsätzen (*Pe*) in die Bauchdecken hineinragen. Diese Fortsatzbildungen enden ohne scharfe Grenze in den Bauchdecken. Die Sternalleisten berühren einander, jedoch ohne irgend wo innig verwachsen zu sein, von der ersten bis zur vierten Rippe, von wo an sie zu divergiren beginnen. Die ersten acht Rippen sind jederseits mit den Sternalleisten vereinigt und erscheinen gleichmäßig weit von einander getrennt, nirgends findet unter ihnen eine Berührung statt. Sie sind von den Sternalleisten mehr oder weniger deutlich durch stärker in Carmin sich färbende Zonen abgetrennt; am deutlichsten ist ein solches Verhalten an der zweiten Rippe ausgeprägt, während dasselbe distalwärts weniger prägnant ist, so dass an dem siebenten und achten Rippenpaare sich nur schwache Spuren davon auffinden lassen. Aber auch das erste Paar zeigt deutliche Anzeichen einer beginnenden Trennung vom Sternum. Was die Elemente der knorpeligen Skelettheile anbetrifft, so sind dieselben an den Rippen lateral voluminöser als medial, und hier voluminöser als die Elemente der Sternalleisten; an letzteren hingegen sind die Knorpelzellen proximal mächtiger entwickelt als distal.

Während der Längsdurchmesser der Sternalabschnitte zwischen der zweiten bis achten Rippe ein fast gleicher ist, so überwiegt der zum Manubrium sich entwickelnde Theil die einzelnen intercostalen Sternalportionen bereits um das Doppelte. Dem entsprechend verhält sich das Manubrium auch in seinem queren Durchmesser.

5) Embryo von 3,0 cm Scheitel-Steißlänge. Frontale Schnittserie.

Die Sternalleisten sind in den proximalen und distalen Ab-

schnitten ohne eine noch bestehende Andeutung der früheren Trennung unter einander verschmolzen (Fig. 4). Nur an der Mitte des Sternum erscheint eine Längsspalte, welche auf den ventralen Schnitten von der zweiten bis zur siebenten Rippe sich erstreckend auf den weiter dorsal gelegenen sich zu einem kleinen feinen Schlitze umgewandelt hat, um schließlich ganz zu verschwinden. Auf den ventralen Schnitten ist die Continuität der Sternalleisten der Länge nach nur bis zur vierten Rippe ausgesprochen; denn das fünfte bis siebente Rippenpaar erstreckt sich, einander parallel verlaufend, direct bis zur Spalte, indem ihre medialen (sternalen) Portionen durch scharfe, quer verlaufende Linien von einander getrennt sind. Durch leichte bogenförmige Linien sind aber auch hier schon die späteren sternalen Abschnitte der genannten Rippen andeutungsweise derart losgelöst, dass sie genau mit den verlängert gedachten Sternalleisten zusammenfallen. An den folgenden Schnitten zeigen sich die medialen Rippentheile mehr und mehr verbreitert und verschmelzen unter sich sowohl als auch mit den proximalen und distalen gleichwerthigen Sternalabschnitten. Zwischen den sternalen Portionen der vierten und fünften Rippe (Fig. 4) erhalten sich die queren Scheidelinien, welche von je zwei Rippen gleich weit entfernt bleiben, auch noch auf dorsal gelegenen Schnitten. Hier ist das siebente Rippenpaar ganz innig mit dem sechsten, so wie mit dem bereits deutlich vorhandenen einheitlichen Processus ensiformis verschmolzen. Alle Rippen sind auch an diesem Präparate durch Schichten spindelförmiger Elemente von den Sternalpartien abgesetzt, welche Schichten sich an den Stellen der späteren Sternocostalgelenke befinden.

Ohne Frage haben wir es an diesem Brustbeine mit einer Reihe nicht ganz normal sich gestaltender Zustände zu thun. So muss es unter Anderem bei einem Vergleiche mit den früheren Objecten auffallen, dass die Sternalleisten proximal und distal sich an einander gelagert darstellten, wie es sonst nicht der Fall war; dass ferner die sternalen oder medialen Abschnitte der Rippen dorsal sich vereinigt hatten, ventral aber noch weit von einander getrennt waren. Immerhin wird sich Manches aus der Schilderung der gesammten Zustände für die Genese des Brustbeines herleiten lassen.

6) Embryonen von 3,5, 3,8, 4 u. 5,5 cm Scheitel-Steißlänge. Frontale Schnittserien.

An den Brustbeinen dieser Embryonen sind die Sternalleisten in ihrer ganzen Länge mit einander verwachsen. Längs verlaufende, stärker durch Carmin tingirte Schichten aus kleineren Zellen, als

die in den Sternalleisten selbst befindlichen, deuten noch auf die ursprüngliche Trennung des Sternum hin. An den jüngeren Embryonen erstrecken sich die Trennungslinien durch die ganze Länge, an den älteren von der zweiten oder gar erst von der vierten Rippe an bis zum distalen Rande des Sternum. Durchgehends finde ich bei unseren Objecten die Trennungslinie auf den ventralen Schnitten sich weiter proximal erstreckend als auf den dorsalen, was dem schon früher angedeuteten dorsal beginnenden und ventral fortschreitenden Verschlusse der Sternalleisten entspricht. Nicht ganz selten tritt aber an den Schnitten dorsal eine Spalte auf, welche von der dritten bis sechsten Rippe hinabreicht und der Ausdruck ist für eine auf der dorsalen Fläche des Brustbeines sich längs erstreckende mediale Furche, wie ich sie zuweilen auch an noch älteren knorpeligen Präparaten beobachtete.

Die gewebliche Continuität zwischen sämmtlichen sieben Rippenpaaren und den Sternalleisten ist durch stark roth gefärbte, breite, aus kleinen rundlichen oder spindelförmigen Elementen bestehende Schichten unterbrochen. Dieselben haben ihre Lage an den späteren Sternocostalgelenken, sind stark gekrümmt und mit der Convexität gegen die Medianebene des Körpers gerichtet. Die Grenzschichten verlaufen zwischen dem ersten Rippenpaare und dem Sternum mit leichter *S*förmiger Krümmung von proximal- und lateral- medial- und distalwärts. Während sie an den ersten Rippen der jüngeren Embryonen auf allen Schnitten erkennbar sind, so erscheinen diese Trennungslinien an älteren Objecten (von 4,1 bis 5,5 cm) zuweilen nur noch auf den dorsalen Schnitten in ihrer ganzen Ausdehnung, auf den weiter ventralwärts folgenden hingegen hören sie, vom proximalen Rande beginnend, in der Mitte des späteren Manubrium auf.

Zum ersten Male treten bei den Präparaten zwei quer verlaufende, aus rundlichen oder mehr spindelförmigen Zellen bestehende rothgefärbte Linien auf, welche von der Mitte der Verbindung des zweiten und dritten Rippenpaares mit dem Sternum durch letzteres sich erstrecken. An den zwei älteren Embryonen wird die proximale, das zweite Rippenpaar verbindende Querleiste immer deutlicher, während jedwede Andeutung der anderen bereits verschwunden ist. Es wird auf diese Weise das proximale Stück vom distalen Sternum abgesondert; es entsteht dadurch die Handhabe und der Körper des Brustbeines. Es sei hier noch einer auffallenden Umwandlung, die den Verlauf des sechsten und siebenten Rippenpaares betrifft, Erwähnung gethan. Während bei den jüngsten, früher beschriebenen

Stadien die genannten Rippen einander parallel verlaufend überall in gleicher Entfernung von einander standen, so hat sich an ihnen gleichzeitig mit der allmäligen Verschmelzung der Sternalleisten die Neigung zu einer Annäherung der medialen Abschnitte der letzten Rippen ausgebildet, welche nunmehr bogenförmig an den distalen Rand des Sternum herantreten. Die gegenseitige Annäherung des siebenten Rippenpaares kann selbst bis zur vollständigen Berührung führen. An einem der Präparate ist die rechte Rippe sogar zwischen die, hier noch getrennten Sternalleisten zu liegen gekommen (Fig. 5). So spricht sich denn durch das soeben erwähnte Verhalten als erste Andeutung ein ungleichmäßiges Wachsthum der einzelnen Sternalabschnitte aus. Dadurch nämlich, dass das distale Brustbeinende mehr auf seiner ursprünglichen Ausbildung verharrt, die proximalen Theile aber und die Rippen in ihren horizontalen Durchmessern um ein Bedeutendes zunehmen, müssen gerade die distalen Rippen mit ihren einander zugekehrten Rändern in Berührung kommen und einen mehr gekrümmten Verlauf annehmen, um den sternalen Zusammenhang nicht aufzugeben.

Die Brustbeine menschlicher Embryonen von 8—10 cm Scheitel-Steiß-Länge schließen sich dadurch, dass das Manubrium vom Corpus sterni in der Regel abgegliedert ist, die Sternalleisten vollkommen verwachsen und jederseits sieben Rippen mit dem Brustbeine verbunden sind, in ihrer Form mehr und mehr den ausgewachsenen Skelettheilen an. Ich gebe daher hier an der Hand der mitgetheilten Beobachtungen eine Schilderung der ersten Genese des menschlichen Brustbeines, um dann spätere Verhältnisse daran anzufügen. An den jüngsten Embryonen ist das Brustbein durch zwei Knorpelleisten repräsentirt, die wir als »Sternalleisten« bezeichnen. Diese berühren sich in der Medianlinie des Körpers anfänglich nur an ihren proximalen Abschnitten, während sie mit ihren distalen leicht bogenförmig lateralwärts divergiren. Nicht zu jeder Zeit sind die Sternalleisten homogener knorpeliger Natur, so wie auch die Anzahl der an dieselben sich anfügenden Rippen bei verschieden entwickelten Objecten eine sehr verschiedene ist. An dem Sternum, das ich bezüglich dieser Factoren in der Ausbildung für das am wenigsten weit vorgeschrittene betrachte, schließen sich nur die drei proximalen Rippenpaare innig den Sternalleisten an. Weiter distal zeigen uns die vierten und fünften Rippen jenes eigenthümliche Verhalten, dass ihre medialen Stücke zwar abgesetzt erscheinen, aber noch nicht zum Aufbaue einheitlicher Sternalleisten beitragen, sondern

in den ventralen Abschnitten von diesen so wie von einander beträchtlich weit entfernt bleiben. Erst an den dorsalen Abschnitten rücken die medialen (sternalen) Stücke der vierten und fünften Rippe durch eine nach oben und unten gerichtete Verbreiterung einander näher, bleiben aber noch immer durch mäßig breite, aus indifferenten Zellen bestehende und stark roth tingirte Zonen getrennt. Diese Linien liegen proximal gerade in der Mitte von der vierten und dritten, distal in der Mitte von der vierten und fünften Rippe. Aus diesem Verhalten geht nun hervor, dass zu gewissen Embryonalzeiten die Sternalleisten aus getrennten Abschnitten bestehen, welche mit den Rippen in näherem Zusammenhange sich befinden und ohne Frage aus den Rippen selbst hervorgehen, da an allen anderen Präparaten die Trennungslinien an den Sternalpartien ganz verschwinden und da das, was wir für die vierte und fünfte Rippe nachzuweisen vermochten, viel prägnanter für das sechste und siebente Rippenpaar durch andere Objecte (Fig. 1 u. 2) veranschaulicht wird. Die sternalen Abschnitte der vierten und fünften Rippe sind nämlich hier den Sternalleisten vollständig einverleibt worden, an dem 3,5 cm messenden Embryo (Fig. 2) erstreckt sich aber die sechste Rippe noch ohne jedwede Abgliederung eines sternalen Theiles so weit medialwärts, dass ihr freier Rand in die Verlängerung des medialen Randes der Sternalleiste fällt. Von letzterer bleibt sie rechts bis auf eine ganz kleine Strecke scharf geschieden; links steht die sechste so wie die siebente Rippe in beträchtlicher Entfernung von den Sternalleisten. Da, wie ich hervorhob, an den Stellen der späteren Sternocostalverbindung noch gar keine Andeutung einer Abgrenzung bemerkbar ist, so halte ich diesen Thatbestand für einen Beweis dafür, dass Sternalabschnitte noch in den ungegliederten sechsten und siebenten Rippen enthalten sind, dass also Rippen die Sternalabschnitte entstehen lassen[1]. Eine gleiche Entstehung von Sternalabschnitten aus dem vierten und fünften Rippenpaare können wir nach den oben geschilderten Zuständen gleichfalls als nachgewiesen betrachten, für die weiter proximal gelegenen Sternalabschnitte ist auf ein Gleiches desshalb zu schließen, weil die Befunde sich hier in frühen Stadien nach ganz analoger Weise verhalten wie diejenigen der distalen Abschnitte nach der Bildung einheitlicher Sternalleisten. Der specielle Vorgang bei der Genese

[1] Hoffmann beschreibt zwar die Bildung der Sternalleisten beim Menschen durch Anschwellen und Verwachsen der Rippenenden, doch geht eine solche nicht aus den Abbildungen, welche Hoffmann giebt, hervor (l. c. pag. 42. Tafel IV. Fig. 5—8).

des Sternum ist derartig zu denken, dass die medialen Theile der ersten Rippen ungleichzeitig, und zwar stets an den proximalen Rippen zuerst, sich abgliedern, darauf nach allen Richtungen hin auswachsen, um Anfangs mit ihren Nachbarn nur in nähere Berührung zu treten, darauf aber gänzlich mit ihnen verschmelzend die Sternalleisten entstehen zu lassen. Diesen Vorgang muss man sich beim Menschen als sehr rasch verlaufend vorstellen. Nicht immer scheinen alle Rippen gleichmäßig zum Aufbaue der Sternalleisten beizutragen, wie an dem 3 cm großen Embryo die sechste rechte Rippe in keiner unmittelbaren Berührung mit der Sternalleiste sich befand, während die siebente bereits in sie continuirlich überging (siehe Fig. 1). In gleicher Weise nimmt man an demselben Präparate wahr, wie von der linken Sternalleiste ein Fortsatz, welcher der fünften Rippe seine Entstehung verdankt, gegen die sechste, mit keiner sternalen Verbreiterung versehene Rippe entgegenwächst. So scheint auch hier für die Bildung des Brustbeines den Rippen eine ungleiche und zwar der fünften die größte Bedeutung anheimzufallen. Vermuthlich unterliegen hierin die distalen Rippen größeren Schwankungen, als es für die proximalen wahrscheinlich ist. Was den Beitrag betrifft, welchen die drei proximalen Rippenpaare zur Bildung des Brustbeines liefern, so ist vorläufig, da mir geeignete Stadien nicht zur Verfügung standen, nur zu vermuthen, dass das spätere Manubrium sterni ein Abkömmling hauptsächlich des ersten, z. Th. aber auch des zweiten Rippenpaares sei, — als sicher ist es zu betrachten, dass das Manubrium aus den Rippen entsteht — die folgenden Sternalabschnitte aus den Rippen derartig hervorgehen, dass z. B. der aus der dritten Rippe hervorgegangene Theil proximal zwischen dritter und zweiter, distal zwischen dritter und vierter Rippe seine Begrenzung hat.

Sind die Sternalleisten durch die Verschmelzung von medialen Rippentheilen fertig gebildet, so liegen dieselben ursprünglich nur mit ihren proximalen Enden in näherer Berührung. Allmälig aber gewinnen sie auch distal Fühlung, welcher Vorgang beim Menschen sich in ganz derselben Weise abspielt, wie es Rathke, Kölliker, Götte und auch Hoffmann beschreiben: es vereinigen sich die Sternalleisten langsam vom proximalen bis zum distalen Ende, also nicht, wie es Bruch angiebt, zuerst an den beiden Enden und dann erst in der Mitte. Nur an einem Objecte war diese Vereinigungsart der Sternalleisten als eine abnorme zu beobachten. Für die mediane Annäherung der Anfangs aus einander liegenden Sternal-

leisten finden sich günstige Momente in der sehr frühen Abgliederung der Rippen von ihren Bildungsproducten: die entstandenen Zwischenzonen dienen zur Production neuen Gewebes, welches nothwendig die Sternalleisten gegen die Medianlinie drängen. Auch erhellt hieraus, dass die Leisten, da proximal derartige Proliferationszonen am frühesten auftreten, sich hier einander nähern können, während distal noch gar nicht alle Rippen sich mit dem paarigen Brustbeine vereinigten. Es soll übrigens keineswegs hiermit ausgesprochen sein, dass in der früheren Rippenabgliederung keine andere Bedeutung zu suchen sei. So ist in der fast regelmäßig zu beobachtenden Erscheinung einer sehr frühen Lostrennung der ersten Rippe von den Sternalleisten und dem sehr bald darauf wieder eintretenden Verschmelzen, welchen Vorgang auch HOFFMANN beobachtete, ohne Frage ein vererbter Zustand zu erblicken. Denn bei den meisten Säugethieren ist die erste Rippe zeitlebens gelenkig mit dem Sternum verbunden. Auch scheint an ihr phylogenetisch zuerst die Abgliederung erfolgt zu sein, was sich ontogenetisch wiederholt. So tritt beim Kaninchen eine Abgliederung schon vor der Verschmelzung der Sternalleisten auf (KÖLLIKER l. c.), beim Menschen ebenfalls und früher als an den folgenden Rippen.

Die BRUCH'sche Ansicht von der selbständigen Entstehung des Brustbeines ist durch die von mir mitgetheilten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen über das menschliche Brustbein nach keiner Weise hin zu begründen. Wenn BRUCH behauptet, dass die knorpeligen Rippentheile des Erwachsenen aus besonderen Knorpelkernen entstünden, welche sich erst secundär einerseits mit der später knöchernen Rippe, anderseits mit dem Brustbeine verbänden, so hebe ich gegen BRUCH nochmals Folgendes hervor. Erstens: es konnte immer nur eine gewebliche Continuität der bis zur Medianlinie sich erstreckenden Rippen wahrgenommen werden, so klein auch die Objecte gewesen waren. Zweitens leuchtet die Hinfälligkeit der BRUCH'schen Ansicht durch die Beobachtung ein, dass die distalen Sternalabschnitte erst dann auftreten, wenn die hier lagernden Rippen so weit gegen die Medianlinie des Körpers gerückt sind, dass ihre sich abgliedernden Enden selbst zu Sternalabschnitten werden.

Was den GÖTTE'schen Ausspruch betrifft, nach welchem das Manubrium sterni der Säugethiere ein Derivat allein der Clavicula sei, so ist dieser von GÖTTE selbst wieder zurückgenommen. Auch mir ist zu Gunsten dieser Ansicht gar kein einziger Factor bekannt geworden, eben so wenig wie ich auch nur Theile der Clavicula zur

Bildung des Manubrium habe beitragen sehen. Ich konnte vielmehr bei allen menschlichen Föten nur die Überzeugung gewinnen, dass das Manubrium zu den Rippen in ganz gleicher Weise sich verhalte, wie es die folgenden Sternalabschnitte thun. Übrigens werde ich auf die Götte'sche Ansicht noch einmal im letzten Capitel der Arbeit zurückkommen müssen, wo gezeigt wird, dass proximal gelagerte Knorpelstücke dem Manubrium einverleibt werden. Auch zu Gunsten der Parker'schen Ansicht, dass das Manubrium sterni in genetischer Beziehung zur siebenten Halsrippe stehe, hat sich nichts ermitteln lassen.

Am nächsten schließen sich unsere Resultate betreffs der Genese des Sternum an die von Rathke gewonnenen an; sie stimmen mit ihnen in der Ableitung von Rippen überein und in der Angabe, in welcher Weise die zwei Seitenhälften mit einander verschmelzen.

Die Thatsache, dass bei 3,5 bis 5,5 cm langen menschlichen Embryonen nicht nur zwischen dem zweiten, sondern auch zwischen dem dritten Rippenpaare Andeutungen von quer verlaufenden Trennungslinien auftreten, hat Hoffmann unabhängig von mir feststellen können. Hoffmann beobachtete sogar derartige querverlaufende Zonen, allerdings nicht zusammenhängende, zwischen dem fünften und sechsten Rippenpaare (l. c. Tafel IV, Fig. 12) und deutete seine Befunde, wie ich glaube, richtig als Zeichen dafür, dass das menschliche Brustbein einst aus einer Anzahl hinter einander gelegener Stücke bestand. Unter den Säugethieren ist dieser Zustand bei den Edentaten erhalten geblieben, bei den übrigen weist nur noch das Auftreten einer Anzahl von Knochenkernen auf eine gegliederte Zusammensetzung zurück (l. c. pag. 46).

II. Capitel.

Über die Entwicklung des Processus ensiformis.

Der Schwertfortsatz besitzt durch seine große Regelmäßigkeit, in welcher er bei allen Säugethieren sich vorfindet, so wie durch seine in Form, Größe und Lagerungsbeziehung zum Brustbeine sich ausprägende Selbständigkeit eine größere morphologische Bedeutung, als man sie ihm bisher zuschrieb. Vergleichend anatomische Thatsachen weisen darauf hin, dass in dem Schwertfortsatze des Menschen in so fern Sternalabschnitte enthalten seien, als bei vielen Säugethieren, auch noch bei einigen Primaten, mehr als sieben Rippen mit dem Brustbeine sich verbinden. Das achte, neunte und die folgenden Rippenpaare erscheinen hier mit denjenigen Sternalabschnitten

vereinigt, welche uns beim Menschen im Schwertfortsatze wieder entgegentreten. Eine entgegengesetzte Meinung spricht sich darin aus, diesen Skelettheil als ein »selbständiges, in loco entstehendes Anhangsgebilde des Brustbeines« zu bezeichnen, wie es einst GÖTTE gethan (Entwicklung der Unke pag. 618). Nach letzterer Meinung ist der Schwertfortsatz nicht mehr als ein Brustbeinabschnitt aufzufassen, welcher den aus Rippen hervorgegangenen homodynam, den Zusammenhang mit den Rippen aufgebend nur eine größere scheinbare Selbständigkeit angenommen habe. Der Grund für die Entstehung der von GÖTTE jetzt wieder verlassenen Auffassung liegt, wie ich glaube, in der ungünstigen Wahl der zum Ausgangspunkte dienenden Objecte. Denn »als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere« wählte GÖTTE einstmals die Unke, welche, wie alle Batrachier, durch den gänzlichen Mangel von ventral sich erstreckenden Rippen eine ganz besondere Stellung einnimmt und gerade desshalb uns keinen Aufschluss über die Derivate der Rippen bei den Säugethieren liefern kann. Um über die Genese des Schwertfortsatzes zu entscheiden, sind entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen beim Menschen sehr geeignet. So weit es das Material erlaubte, habe ich dieselben in Angriff genommen und theile sie hier mit.

1) Zu einer Zeit, in der die Sternalleisten noch nicht der ganzen Länge nach in Berührung getreten sind, lassen sich Bildungen nachweisen, welche mit Sicherheit als die Anlagen des Schwertfortsatzes aufzufassen sind. So sehen wir in der Fig. 3*a* mit dem paarigen Sternum jederseits einen langen Knorpelstab in Verbindung, so, dass letzterer die directe Fortsetzung der Sternalleisten vorstellt, ohne irgend wo eine Continuitätstrennung zu zeigen. Das paarige Anhangsgebilde (*P. e*) divergirt ziemlich ansehnlich nach unten und lateral und endigt ohne scharfe Grenze, indem seine Knorpelelemente allmälig in mehr indifferentes Gewebe der Bauchdecken übergehen. Sehen wir nun mit den knorpeligen Sternalleisten jederseits acht Rippen in ganz gleichmäßiger Weise verbunden und halten wir uns an die ausgebildeten Zustände beim Menschen, wo nur sieben sternale Rippen in der Regel vorhanden sind, so müssen wir bei unserem Objecte diejenigen Theile der sternalen Leisten als nicht zum Körper des Brustbeines, sondern zum Processus ensiformis gehörend betrachten, welche unterhalb der siebenten Rippe gelagert sind.

2) Weitere Entwicklungszustände eines Schwertfortsatzes waren an einem ca. 3,0 cm langen Embryo wahrzunehmen (Fig. 6). Auf

den dorsalen Schnitten der Serie tritt der Processus ensiformis in der Medianlinie zwischen dem siebenten Rippenpaare als ein unpaarer, oval gestalteter, vom Sternum überall getrennter Knorpelkern auf. Seine Ränder sind nicht scharf abgegrenzt, indem die Knorpelzellen allmälig in mehr indifferentes Gewebe übergehen. Auf einem der letzten dorsalen Schnitte bemerkt man zwei bogenförmige, mit dem siebenten Rippenpaare parallel verlaufende Leisten, welche an den Schwertfortsatz herantreten und dessen Zellen derart sich gegen die Mittellinie hin umformen, dass ein ganz allmäliger Übergang in diejenigen des Processus ensiformis ausgesprochen ist (Figur 6 *VIII*); linkerseits finden sich aber noch deutliche Lager von Knorpelzellen in den bogenförmigen Leisten (*x*). Zwischen letzteren und den siebenten Rippen liegen die Intercostalmuskeln in gleicher Weise wie zwischen den übrigen Rippen angeordnet. In ihrem weiteren lateralwärts gerichteten Verlaufe waren leider die paarigen bogenförmigen Anhänge verletzt und daher nicht zu verfolgen.

3) Ein 3,8 cm langer Embryo. Auf den ventralen Schnitten befindet sich distal und getrennt vom Sternum jederseits ein Knorpelstab, welcher in paralleler Richtung mit dem steil abfallenden siebenten Rippenpaare sich ausdehnt. Letzteres ist durch eine Zone mehr spindelförmiger Zellen gegen das Sternum abgesetzt. Auf einem der weiter dorsal gelegenen Schnitte (Figur 7) zwängen sich die siebenten Rippen zwischen das Brustbein und zwischen ein distal vom Sternum gelagertes Knorpelstückchen ein, welches nichts anderes als die vereinigten paarigen Leisten der vorhergehenden Schnitte darstellt, wie diese Fortsätze auch noch hier angedeutet sind. Dieser unpaare Knorpel ist dem Brustbeine zwar sehr genähert, von ihm aber durch stark roth gefärbte, quer zur medialen Vereinigungszone der Sternalleisten laufende Gewebsschichten getrennt. In dem unpaaren Knorpelanhange des Brustbeines erkennen wir den Schwertfortsatz, welcher jederseits in einen seitlichen Fortsatz ausläuft, der uns auf den ventralen Schnitten als Knorpelstab begegnet war. Auf den dorsalen nächstfolgenden Schnitten erhalten sich dieselben Zustände, späterhin wird der Übergang des knorpeligen Schwertfortsatzes in das Sternum links ein unmittelbarer: nur rechts besteht noch allenthalben eine quer verlaufende Trennungslinie. Der an das Sternum angefügte Processus ensiformis ist ganz homogener Natur und nichts deutet mehr auf eine ursprüngliche paarige Anlage hin.

4) Ich lasse die Beschreibung des Thatbestandes bei einem 4,1 cm langen Fötus folgen.

Auf den dorsalen Schnitten des in eine frontale Serie zerlegten Brustbeines erblicken wir paarige Fortsätze an den distal noch unvereinigten, mit dem siebenten Rippenpaare zusammenhängenden Sternalleisten (Figur 8). Diese Fortsätze weichen distalwärts aus einander und nehmen dadurch einen mit dem siebenten Rippenpaare mehr parallelen Verlauf an; sie enden, indem sie sich allmälig verjüngen, ohne scharfe Grenze. Knorpelzellen von derselben Beschaffenheit, wie die im Sternum befindlichen, bauen die paarigen Fortsätze auf. Durchmustert man die Schnittserie genau, so lässt sich durch eine Combination der einzelnen Schnitte leicht constatiren, dass jederseits zwei lange bogenförmige Leisten aus indifferentem Gewebe an die paarigen Knorpelfortsätze herantreten, und zwar in ganz gleicher Weise, wie wir es von den früheren Objecten kennen. Die proximalen Leisten sind als im Zusammenhange mit dem achten Rippenpaare stehend von hoher Bedeutung; die distalen laufen mit den vorigen parallel, aber an ihnen war eine Verbindung mit irgend welchen Rippen nicht nachzuweisen. Diejenigen knorpeligen Abschnitte des Sternum, welche distal von der siebenten Rippe sich befinden, stellen den Schwertfortsatz dar.

Als bemerkenswerth für diesen Schwertfortsatz und zugleich als Unterschied zu den vorigen Objecten ist vor Allem die paarige Anlage hervorzuheben, welcher Zustand als ein primitiver aufzufassen ist, da er in späteren Stadien sich niemals wieder vorfindet und vortrefflich aus dem in Figur 3 *A* dargestellten Thatbestand ableitbar ist. Im Unterschiede zu den früheren Objecten ist die innige Vereinigung des Schwertfortsatzes mit den Sternalleisten auffallend, worin aber wieder Anknüpfungspunkte an das früher in Figur 3 *A* gegebene Verhalten gegeben sind. Durch den Besitz von paarigen, lateral sich ausbreitenden Fortsätzen reiht sich unser Object den früheren an und erhält eine Bedeutung durch den nachweisbaren Zusammenhang der proximalen leistenförmigen Fortsätze mit dem achten Rippenpaare, was hier wie in Fig. 3 *A* mit Sicherheit beobachtet werden konnte.

Ein fast gleiches Verhalten wie beim vorigen Präparate sah ich wieder bei einem 3 cm langen Embryo; es ist jedoch der Processus ensiformis sowohl als auch der Brustbeinkörper durch einen einheitlichen, unpaaren Knorpel dargestellt. Auch hier ist die Continuität der proximalen Fortsätze mit dem achten Rippenpaare und

der allmälige Übergang der Knorpelelemente in die Fortsätze überzeugend nachweisbar. Auf einem der dorsalen Schnitte erblickt man links zwischen der achten Rippe und dem proximalen bogenförmigen Fortsatze ein isolirtes Lager von Knorpelzellen, welches darauf hinweisen dürfte, dass hier ein einheitlicher, beide Gebilde verbindender, Knorpelstreif existirte, der späterhin sich ungleich entwickelnd theilweis nur durch indifferente Gewebsleisten repräsentirt wurde.

Versuchen wir nach den mitgetheilten Beobachtungen uns ein Bild von der Genese des Schwertfortsatzes zu entwerfen, so lässt sich am besten in der Art eine Erklärung für die angeführten Thatsachen finden, dass man sie von den auf Fig. 3 *A* dargestellten Zuständen, welche ohne Frage die ursprünglichsten sind, abzuleiten sucht. Ob aber bei der frühesten Anlage des Schwertfortsatzes bereits so große Schwankungen in der Form auftreten, wie wir es bei späteren Stadien sehen, kann man vorläufig nicht entscheiden. Den Entwicklungsmodus wird man sich folgendermaßen vorstellen müssen:

1) Der Schwertfortsatz legt sich ursprünglich paarig an. Beide Seitenhälften sind zu einer gewissen Zeit der Entwicklung mit den Sternalleisten entweder regelmäßig vereinigt (Fig. 3 *A*, Fig. 4, Fig. 8) und trennen sich mitunter bald von ihnen (Fig. 5—7) oder sie treten zuweilen getrennt von den Sternalleisten auf, um sich diesen erst später zu nähern (Fig. 7). Die Seitenhälften des Schwertfortsatzes treten in nähere Beziehung zu einander mit der fortschreitenden Vereinigung der Sternalleisten und verwachsen darauf zu einem einheitlichen Organe.

Man sieht noch den paarigen Zustand bei dem 4,1 cm langen Embryo erhalten. PARKER[1] ist bei seinen Untersuchungen ein menschliches Brustbein begegnet, an dem der Processus ensiformis noch durch eine mediale Trennungslinie getheilt erschien. Mir ist es sonst nie gelungen, an späteren Objecten Ähnliches nachzuweisen. Eine partielle distale Trennung hingegen findet sich bei Erwachsenen meistens noch in zwei seitlichen Auswüchsen ausgesprochen, welche zuweilen mit ihren Endabschnitten sich derartig vereinigen, dass zwischen ihnen und dem eigentlichen Körper des Schwertfortsatzes ein Loch entsteht, das später zum Durchtritte von Gefäßen dient. Ein solches Loch im Schwertfortsatze erscheint zuweilen schon in ganz frühen Embryonalzeiten. Und gerade das spricht dafür, dass dasselbe nicht einer Resorption von Knorpel-Material im Processus

[1] l. c. pag. 224. Plate XXX Fig. 12.

ensiformis seine Entstehung verdankt: anderseits aber lässt sich die Entstehung des Loches im Schwertfortsatze leicht durch die verschiedensten, sich an einander reihenden Zustände nachweisen. Man sieht bald die Fortsätze des Schwertfortsatzes einfach an einander gelagert, die Öffnung von unten her begrenzend, wie es auf Figur 9 bildlich dargestellt ist, bald fester mit einander vereinigt, um immer enger und enger das Loch umgrenzen zu helfen.

Leiten wir die beschriebenen Entwicklungszustände von einer Form her, bei der anfänglich paarige Gebilde continuirlich mit den Sternalleisten im Zusammenhange stehen, so hat man sich vorzustellen, dass zuweilen sehr rasch eine innige Verschmelzung des paarigen Processus ensiformis erfolgt (Fig. 4) und dass die Abgliederung vom Sternum in verschieden rascher Zeit vor sich geht (siehe Figur 4—8). Aber als eine constante Erscheinung müssen wir diese hervorheben, dass der Schwertfortsatz vom Körper des Sternum sich viel früher abgliedert als das Manubrium. Eine Erklärung für diese Thatsache ist darin zu suchen, dass viele mächtige Muskeln, wie z. B. das Zwerchfell, den Angriffspunkt auf den Schwertfortsatz besitzend eine frühzeitige Abgliederung einzuleiten im Stande sind.

Für diejenigen Fälle, wo eine weite Trennung des Schwertfortsatzes vom Sternum zu beobachten war (Fig. 5), halte ich die Möglichkeit für nicht ausgeschlossen, dass beide Skelettheile überhaupt nie vereinigt gewesen waren. Dieser Zustand lässt sich wohl verstehen, wenn der Schwertfortsatz, wie ich es unten zu zeigen versuchen werde, ein Derivat von Rippen ist, aber niemals, wenn man mit Rathke und Götte den Processus ensiformis als ein aus dem Sternum hervorsprossendes Gebilde ansieht.

2) Der Schwertfortsatz des Menschen verdankt, gleich wie das übrige Brustbein, seine Entstehung den Rippen.

Es betheiligen sich wahrscheinlich zwei der auf das siebente folgenden Rippenpaare an jenem Bildungsvorgange. Den Nachweis hierfür sehe ich darin, dass fast regelmäßig, sobald der Processus ensiformis angelegt ist, jederseits zwei mit den Rippen nahezu parallel verlaufende und die Musculi intercostales zwischen sich fassende Zellenstränge an den Schwertfortsatz herantreten, von denen die proximalen ihre costale Natur zuweilen noch durch den unmittelbaren Zusammenhang mit dem achten Rippenpaare erkennen lassen (Fig. 3 *A*, 4, 6). Auf eine gleiche einstmalige gewebliche Continuität zwischen den distalen Strängen des Processus ensiformis und dem

neunten Rippenpaare kann nur nach Analogie mit den proximalen Fortsätzen geschlossen werden, obgleich die in Fig. 4 gegebenen Zustände lebhaft dafür zu sprechen scheinen. Diese lassen sogar die Vermuthung entstehen, dass in den weiter distal gelegenen Fortsätzen noch ein ferneres Rippenrudiment vorhanden sei. Bleiben hier allerdings noch Lücken in der directen Wahrnehmung bestehen, so werden doch unsere Anschauungen über die Genese des Schwertfortsatzes aus Rippen nicht beeinträchtigt. Es scheint mir nämlich keine Deutung für jene paarigen Fortsätze befriedigender zu sein, als wenn man sie mit Rippen in Zusammenhang bringt. Es spricht der Verlauf und vor Allem die allmälige Rückbildung der Fortsätze zu Gunsten dieser Deutung, so wie der Umstand, dass eine gleiche Rückbildung am achten Rippenpaare, wenn auch nicht so mächtig, ausgesprochen ist. Wenn dem aber so ist, so besteht in der Genese des Schwertfortsatzes und der Sternalleisten eine völlige Übereinstimmung: ersteren Skelettheil dürfen wir dann nicht mehr in dem gewöhnlichen Sinne als einen Fortsatz auffassen, sondern als ein mit dem Sternum gleichwerthiges Gebilde. Nur die verschiedenartige Entfaltung der beiden gleich angelegten Theile führt zu einer so großen Divergenz derselben im ausgebildeten Zustande, dass der Schwertfortsatz schließlich als ein Anhangsgebilde des eigentlichen Sternum erscheint. Die Erscheinung einer aufgegebenen sternalen Gleichartigkeit des Processus ensiformis hängt ohne Frage mit Veränderungen an der vorderen Brustwand beim Menschen zusammen. Diese Veränderungen beruhen in einer mächtigen Entfaltung der proximalen, in einer Rückbildung der distalen Abschnitte der vorderen Thoraxwand. Der Reduction unterliegen, was die costale Verbindung betrifft, die dem Processus ensiformis entsprechenden Theile in höherem Grade als die mehr proximal gelagerten Sternalabschnitte und die distalen Theile des Schwertfortsatzes in höherem Grade als die proximalen. Dadurch nun, dass die ungleiche Entfaltung der Abschnitte am Körper des Sternum nachweislich schon in sehr früher Embryonalperiode eingeleitet wird, sind wir darauf geführt, für die paarigen Fortsätze des Processus ensiformis eine Erklärung darin zu finden, dass wir ihr Auftreten gleichfalls mit den mannigfachen Erscheinungen einer distalen Reduction des Brustbeines in Einklang bringen, d. h. dass wir eine distale Rippen-Ablösung vom Sternum annehmen. Diese Annahme lässt sich für das achte Rippenpaar noch bestätigen, sie verträgt sich auch recht gut mit vergleichend anatomischen Thatsachen: denn bei fast allen (inclusive den dem Menschen

am nächsten verwandten) Säugethieren trägt das Brustbein mehr als sieben Rippen, bei manchen acht, neun und mehr. Nur bei einigen Thieren (Chiropteren) sinkt die Zahl auf sechs herab, bei nur wenigen sind gleich wie beim Menschen sieben sternale Rippen vorhanden. Sehen wir daher fast durchgehends in der Säugethierreihe eine größere Anzahl von sternalen Rippen, als beim Menschen, und ferner beim letzteren zuweilen eine achte Rippe mit zur Bildung der vorderen Brustwand beitragen, so wird es immer verständlicher, warum in den paarigen Fortsätzen des Processus ensiformis Rippenrudimente zu erblicken sind. Eine derartige Rückbildung von sternalen Rippen steht in der Natur nicht isolirt da. Einige von Götte[1] gemachte entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen dienen vortrefflich zur Demonstrirung des Vorganges. Götte sah bei Knemidophorus die letzte Halsrippe, nachdem sie das Brustbein hat entstehen lassen, von diesem wiederum sich trennen. Und auffallend genug konnte Götte die alte Rathke'sche Angabe, dass das Sternum bei Anguis fragilis niemals mit Rippen in Verbindung gestanden habe, berichtigen: auch hier trennen sich, allerdings sehr früh, Rippen von dem aus ihnen entstandenen Sternum los, so dass letzteres dann scheinbar als ein selbständiger in loco entstehender Skelettheil auftritt. Den Einwand wird man daher nicht gelten lassen dürfen, dass die paarigen Fortsätze des Processus ensiformis desshalb nicht als wirkliche Rippenrudimente aufzufassen seien, weil eine große gewebliche Differenz zwischen beiden Theilen bestehe. Die Thatsache, dass in den zu dem achten Rippenpaare verfolgbaren aus indifferentem Gewebe bestehenden Strängen Lager von wirklichen Knorpelelementen auftreten (Fig. 6 *x*), wird verständlich entweder durch die Annahme eines chondroplastischen Gewebes in den Strängen, welches zum größten Theile auf einer tiefen Entwicklungsstufe stehen bleibend zuweilen eine höhere Entwicklung nimmt oder durch die Annahme eines einstmaligen continuirlichen Knorpelstabes, der nur streckenweis zu Grunde geht. Wir sehen ja nicht selten die Thatsache veranschaulicht, dass Organbestandtheile, welche zur Rückbildung prädestinirt sind, nicht dieselbe hohe gewebliche Entfaltung zu erreichen brauchen als die fortbestehenden, zu weiterer Function verwendbaren Abschnitte; trotzdem einmal zwischen den ausgebildeten Theilen ein gleichwerthiges Bindeglied bestanden haben muss. Ist letzteres frühzeitig einer Rückbildung unterworfen gewesen, so

[1] Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XIV.

kann schließlich das Stadium der ursprünglichen Einheit des Organsystems ontogenetisch übersprungen werden, und dann ist der Nachweis dieses Zusammenhanges nicht mehr durch die directe Beobachtung zu geben[1]. Auch desshalb ist die Deutung der paarigen Fortsatzbildungen am Schwertfortsatze als Rippenrudimente nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Am Kiemenskelete einiger höheren Säugethiere sehen wir analoge Vorgänge. Der zweite Kiemenbogen des Menschen wird ontogenetisch noch durch den einheitlichen Reichert'schen Knorpel repräsentirt, später trennt er sich in den Processus styloidus und das kleine Zungenbeinhorn. Der dritte Kiemenbogen ist in seinen dorsalen Abschnitten ganz zu Grunde gegangen, es legt sich nur noch der ventrale Abschnitt an, der sich zum Zungenbeine ausbildet. So sind an zwei Bogen die Beziehungen zum Cranium, die am ersten bestehen, aufgegeben. Ein treffliches Beispiel für die allmälig ungleich auftretende Entfaltung eines Gewebes kennen wir in der Rückbildung des knorpeligen Cranium. Auch die Erscheinung, dass ein Skelettheil zuweilen fern von seiner Bildungsstätte auftritt und erst später mit ihr wieder in Beziehung tritt, wie dies von den Rippen bekannt ist, findet vielleicht auf die Genese des Processus ensiformis Anwendung. Ob wir aber überhaupt irgend ein triftiges Argument kennen lernen werden, welches die in der »Entwicklungsgeschichte der Unke« ausgesprochene Götte'sche Auffassung berechtigt erscheinen lässt, wonach der Schwertfortsatz als ein selbständiges in loco entstehendes Gebilde aufgefasst werden soll, das erscheint mir unwahrscheinlich. Für den Menschen müssen wir jedenfalls diese Behauptung aus guten Gründen zurückweisen. Ein Gleiches gilt für die spätere Annahme Götte's, welche er (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XIV. pag. 561) mit Rathke theilt: »dass der Processus xiphoideus nicht etwa selbständig sich entwickelt, sondern aus einem allmälig hervorwachsenden hinteren Zipfel der Sternalhälfte hervorgeht, also

[1] C. K. Hoffmann (l. c. pag. 41) vermuthet, wie ich sehe, eine derartige »verkürzte Vererbung« sogar für das ganze Gebiet der Rippen, indem er bei den niederen Wirbelthieren z. B. einen continuirlichen hyalinknorpeligen Zusammenhang zwischen eigentlichem Rippen- und Sternaltheil beobachtet», welcher aber bei den Säugethieren dadurch nicht mehr ausgesprochen ist, dass an den Stellen der späteren Abgliederung das embryonale Bildungsgewebe sofort in embryonales Bindegewebe übergehe. Wenn ich auch diese Thatsache nicht für die unteren sternalen (5—7) Rippen des Menschen bestätigen kann, so ist die Thatsache doch vortrefflich auf das achte und neunte Rippenpaar anwendbar.

den frei auslaufenden Brustbeinhörnern z. B. der Krokodile entspricht«.

Indem wir nun in der angegebenen Weise an der Genese des Schwertfortsatzes aus Rippen festhalten, so finden wir für die längst bekannte Thatsache, dass auch mehr als sieben Rippen an das Brustbein herantreten, eine befriedigende Erklärung. Es handelt sich hier wohl regelmäßig um die Erhaltung des einstmaligen continuirlichen Zusammenhanges von Rippen mit dem Schwertfortsatze. Auch andere Thatsachen lassen sich hier unterbringen. So beschreibt z. B. Oehl[1] das Brustbein eines Neugeborenen mit zwei seitlich dem Processus ensiformis gelenkig angefügten Knorpelstückchen, welche er als Überreste von Rippen deutet. Ähnliches beobachtete ich bei einem 58 Jahre alten Manne: der knöcherne Schwertfortsatz besaß hier drei knorplige Fortsätze, von denen der rechte parallel mit der siebenten Rippe verlaufend an die untere Fläche der achten mittelst Bindegewebe sich anheftete (Figur 18). Dieser Fortsatz ist sehr beweglich mit dem Processus ensiformis verbunden und als ein Theil der achten Rippe aufzufassen. Die zwei weiter links gelegenen Knorpelfortsätze bilden das schon früher in seiner Genese beschriebene Loch im Schwertfortsatze und erweisen sich durch diese Beziehungen wahrscheinlich als die paarigen Ausläufer des Processus ensiformis.

Eine andere Beobachtung am Brustbeine eines älteren Individuum diene hier als Beleg für den Verbleib von abgelösten Rippentheilen am Schwertfortsatze, zugleich aber dafür, dass auch zuweilen die siebente Rippe den früheren Zusammenhang mit dem Brustbeine aufzugeben vermag (Figur 21). Während auf der linken Seite die siebente Rippe an den lateralen Rand des Schwertfortsatzes sich anfügt, endet dieselbe rechts in einer Entfernung von ca. 5 cm vom Sternum. Sie schließt sich eng an die sechste Rippe an. Der Processus ensiformis läuft in drei knorpelige Fortsätze aus, von denen der rechte ca. 3 cm lang ist und sich der unteren Fläche der siebenten Rippe mittelst derben Fasergewebes anschließt. Ohne Zweifel ist in diesem Fortsatze ein abgelöster Theil der siebenten Rippe zu erblicken, wie aus dem Verlaufe und der Beziehung zu dieser hervorgeht. So schreitet also auch beim Menschen die Continuitäts-

[1] Sulla presenza di un articolazione costo-xifoidea nello scheletro humano Sitzungsber. der mathem.-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserl. Akademie der Wissenschaft. Wien 1858. Bd. XXXII pag. 302.

trennung zwischen Rippen und Brustbein zuweilen bis auf die siebente Rippe vor. Die auffallend weite Entfernung der Ursprungsstelle des Rippenrudimentes vom eigentlichen Körper des Brustbeines — eigentlich sollte ja die siebente Rippe zwischen Corpus sterni und Processus ensiformis sich befinden — erklärt sich daraus, dass der selbständig gewordene Rippentheil sich enger dem knorpeligen Schwertfortsatze anschloss, was geschehen kann, da zu Zeiten, wie wir sahen, knorpeliges Sternum und Schwertfortsatz oft einen einheitlichen Skelettheil bilden. Verknöchert nun Schwertfortsatz und ein Theil der abgetrennten siebenten Rippe gemeinschaftlich, so liegt die Knorpelzone, von der das fernere Wachsthum ausgeht, proximal von beiden Gebilden. Es wird demgemäß durch das neu gebildete Material nothwendig die siebente Rippe weiter distal zu liegen kommen.

Aber in gleicher Weise, wie von den früh auftretenden, paarigen, bogenförmigen Leisten des Schwertfortsatzes, die ich als Theile der achten und neunten Rippe deutete, allmälig Alles zu Grunde geht, ist zuweilen auch an den siebenten Rippen dieser Vorgang ausgesprochen. So beobachtet man gar nicht selten am Brustbeine jederseits einen Zusammenhang mit nur sechs Rippen. Es endigte die siebente einmal rechts in einer ca. 6 cm großen Entfernung vom Sternum frei, links dem unteren Rande der sechsten Rippe angelehnt (Figur 20). Der knöcherne Körper des Schwertfortsatzes lief in zwei Knorpelstäbe aus, von denen der rechte gerade distalwärts sich erstreckte, der linke hingegen in seiner ganzen Ausdehnung der sechsten Rippe anlagernd nicht ganz 1 cm von der siebenten entfernt endigte. Fassen wir auch den linken Fortsatz als zur siebenten Rippe gehörig auf, so ist ein Gleiches von dem rechten schwerlich mit demselben Rechte zu behaupten.

Wenn sich in Ausnahmsfällen bei Erwachsenen noch das achte Rippenpaar an das Sternum befestigt, ist die Verbindung mit dem Corpus sterni und dem Schwertfortsatze entweder eine gemeinsame (Fig. 19 rechts oder eine mit dem letzteren allein bestehende oder aber von der Art, wie sie von Luschka[1] beschrieben und abgebildet wurde. Es ist nämlich das achte Rippenpaar, wie auch häufig das siebente, mit seinen Enden vor dem Processus ensiformis gelagert, wo eine Band- oder Gelenkverbindung vorhanden sein kann. Der Umstand allein, dass auch die siebenten Rippen, worauf schon

[1] Halbgelenke. pag. 205.

Soemmering[1] aufmerksam machte, zu einer medialen Berührung gelangen können, macht den Einwurf hinfällig, dass die achten Rippen erst secundär gegen die Mitte des Sternum herangewachsen seien. Für die Ansicht, dass sich der Zusammenhang der siebenten und achten Rippe mit dem Sternum allmälig lockern kann, lässt sich leicht eine ganze Reihe von Zuständen aufführen, aus denen ganz evident das Zurückweichen der achten Rippe hervorleuchtet. So sehe ich z. B., um nur Einiges anzuführen, an einem Objecte auf der einen Seite die Rippe sternal verbunden, auf der andern aber dieselbe frei in sehr geringer Entfernung vom Sternum endend (Fig. 19). An einem anderen Präparate eines Neugeborenen erstreckt sich rechts von dem Ende der achten Rippe ein faserknorpeliger Fortsatz zum unteren Rande der siebenten Rippe bis zu einer Entfernung von nur 1 cm aus der Medianlinie, während links die entsprechende Rippe 2,5 cm entfernt bleibt. Auch für die neunte, zehnte und elfte Rippe ist eine ähnliche Reduction ihrer medialen Abschnitte zu constatiren. Es sei nur die auffallende Thatsache angeführt, dass zuweilen gerade in der Verlängerung dieser Rippen isolirte, in die breiten Bauchmuskeln eingestreute Knorpelstückchen sich finden. Mit ihnen müssen die Rippen einst durch wahre Knorpel oder durch chondroplastisches Gewebe verbunden gewesen sein. Da das Auftreten von derartigen Knorpeltheilen an diesen Orten sonst unerklärt bleibt. Zwischensehnen in den breiten Bauchmuskeln (M. obliq. int.), welche die Rippe und das isolirte Knorpelstück noch zuweilen verbinden, liefern hierfür den Beweis. An einem fötalen Brustbeine finde ich ein derartiges Knorpelstückchen in der Verlängerung der zehnten, an der Seitenfläche Erwachsener in der Verlängerung der neunten, zehnten und elften Rippe. Wenn auch durch andere Einflüsse bedingt, so sehen wir doch zuweilen eine gleiche Continuitätstrennung an der ersten Rippe ausgebildet. Auf der linken Seite eines 29jährigen Mannes erstreckt sich die knöcherne erste Rippe bis zur Mitte der knöchernen zweiten. An sie heften sich die Mm. scaleni fest, über sie verläuft die Arteria subclavia. Vom knöchernen Ende erstreckt sich ein ca. 2 cm langes derbes Band zum abgetrennten medialen knorpeligen Rippentheil.

Waren wir im Stande, eine Anzahl von Thatsachen aufzuführen, welche für das Zurückweichen der distalen Rippen aus der Medianlinie sprechen, so dürfte wohl auch das Anfangs Befremdende der

[1] l. c. pag. 145.

Ansicht sich verlieren, dass das achte und neunte Rippenpaar vom Sternum sich loslösend ihre medialen Produkte noch im Processus ensiformis wiedererkennen lassen.

III. Capitel.

Über die Entwicklung der Sternoclavicularverbindung beim Menschen.

Die Verbindung des Brustbeines mit dem Schlüsselbeine ist durch ein Gelenk vermittelt. Dieses Gelenk bietet in so fern Eigenthümlichkeiten dar, als es in ähnlicher Weise wie das Kiefer- und Kniegelenk durch eine faserknorpelige Scheibe in zwei Höhlungen geschieden ist. Auf die genaueren Verhältnisse dieser Zwischenscheibe und der Gelenkhöhlen gehe ich hier nicht ein, da die anatomischen Lehrbücher übereinstimmend hierüber berichten. Bei der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Sternoclavicularverbindung war es mir nicht darum zu thun gewesen, auf die genetischen Beziehungen der Gelenke im Allgemeinen einzugehen und diese an einem speciellen Falle zu illustriren; es war meine Absicht, auf den morphologischen Werth der zwischen Sternum und Clavicula liegenden Gebilde näher einzugehen. Hier ist es vornehmlich die faserknorpelige Scheibe, welche unser Interesse erregt. Früher schon hat dieses Gebilde die Aufmerksamkeit der Forscher in Anspruch genommen. Gegenbaur[1] homologisirte auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen die Zwischenscheibe (Cartilago interarticularis) des Menschen mit dem Episternum der Säugethiere. Letzteres ist bald von knorpeliger, bald von knöcherner Beschaffenheit und stellt bei den Monotremen und den Beutelthieren sich noch als ein einheitlicher, auf dem Sternum auflagernder Skelettheil dar, welcher mittelst zweier seitlichen Fortsätze die Vereinigung des Brustbeines mit dem Schlüsselbein bewerkstelligt. Allmälig geht das Mittelstück des Episternum zu Grunde, so dass nur die zwei seitlichen, also paarigen Abschnitte übrig bleiben, durch welche die charakteristische Brust-Schlüsselbeinverbindung erhalten bleibt. Mit der Ausbildung von Gelenkhöhlen zwischen Episternum, Clavicula und Brustbein,

[1] Gegenbaur, C. Über die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschrift f. Medicin und Naturwissenschaften. Bd. I. pag. 175.

wovon die ersten Zeichen beim Igel, Maulwurfe und Hamster zu beobachten sind, und die höher entwickelten Zustände bei den Flatterthieren und den Primaten sich vorfinden, erleidet das Episternum eine sehr erhebliche Reduction. Bei den Chiropteren ist das Homologon eines Episternum nur noch in einem conischen Bande zu suchen, welches von dem hinteren unteren Theile der Clavicula gegen das Sternum sich begiebt: bei den Primaten dagegen ist dasselbe durch die Cartilago interarticularis repräsentirt. Wenn Luschka[1] die seltenen, zuerst von Brechet[2] beschriebenen und als Reste rudimentärer Halsrippen gedeuteten Gebilde, welche dem Manubrium sterni des Menschen aufsitzen mit den Episternalstücken der Gürtelthiere homologisirt, so hat Gegenbaur[3] diese Deutung zurückgewiesen, da die Theile bereits einmal in den Gelenkscheiben vorliegen. Gegenbaur bringt jene Gebilde mit dem unpaaren nur in wenigen Säugethier-Ordnungen sich forterhaltenden Mittelstücke des ursprünglichen Episternale in phylogenetischen Zusammenhang. Wir finden bei Gegenbaur daher die Bemerkung, dass es höchst wahrscheinlich sei, »dass alle paarigen Episternalia nicht dem ganzen, sondern nur den Seitentheilen des ursprünglichen entsprechen, dass man sich also in jenen Fällen nicht eine Theilung des gemeinsamen Mittelstückes zu denken hat, sondern vielmehr eine allmälige zum Verschwinden führende Rückbildung desselben, indess die paarigen Seitenstücke fortbestehen. Reste des mit dem Sternum vereinigten Mittelstückes sind aber beim Maulwurfe nachgewiesen worden«.

Die folgenden Untersuchungen beschäftigen sich mit der Frage, ob in embryonalen Zeiten nicht einiges Weitere über den Verbleib der episternalen Theile beim Menschen sich feststellen lasse; ferner mit der Bestimmung des Ortes, an welchem die Gelenkhöhlen der Sternoclavicularverbindung aufzutreten pflegen, ob zwischen dem Episternum einerseits, dem Brust- und Schlüsselbeine anderseits, oder ob im Episternum selbst. Über die Entstehung des Episternum bei den Wirbelthieren etwas Bestimmtes auszusagen, gestatten mir die vom Menschen gewonnenen Resultate nicht. Letztere lassen sich wohl für und gegen die Götte'sche[4] Ableitung des Episternum von der Clavicula verwerthen. Die menschlichen Embryonen, welche zur

[1] Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. IV pag. 36.
[2] Annales des sciences natur. 1838 T. IX.
[3] l. c. pag. 189.
[4] Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIV.

Lösung dieser Fragen verwendet wurden, dienten zum Theile schon für die früheren Mittheilungen. Die kleinsten Objecte maßen in der Scheitel-Steiß-Länge ca. 2,4 Centimeter. Von den größeren Embryonen standen mir so viele Stadien zu Gebote, dass sich eine zum Verständnisse führende Untersuchungsreihe herstellte. Die postembryonalen Entwicklungsvorgänge sind von mir fast ganz außer Acht gelassen worden. Wiederholentlich begegnen wir auch hier derselben Erscheinung wie früher, dass man nicht unbedingt nach der Größe der Objecte die vorgeschrittene Entwicklung voraussetzen darf. Ein Theil der Präparate wurde zuerst in Glycerin, darauf an horizontalen oder sagittalen Schnittserien untersucht. Da, wo es nothwendig erscheint, werden Anfangs die einzelnen Schnitte, darauf das aus ihnen reconstruirte Bild geschildert.

1. Menschlicher Embryo von ca. 3 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserie.

Über das Verhalten der Rippen zu den Sternalleisten ist zu bemerken, dass wir eine sehr frühe Entwicklungsphase vor uns haben, in der noch nicht alle sieben Rippen zur Bildung der Sternalleisten beigetragen hatten. Letztere waren selbst an dem von der ersten Rippe gebildeten Abschnitte deutlich von einander getrennt. An dem Glycerinpräparate treten die Schlüsselbeine als dunkle stäbchenförmige Gebilde auf. Ihre medialen Enden sind nur durch einen kleinen Zwischenraum getrennt und liegen dem Sternum scheinbar unmittelbar an. Verfolgt man die ersten Rippen bis zu ihrem Übergange in die Sternalleisten, so gewahrt man jederseits ein durch schwach angedeutete Contouren abgegrenztes, an der medial-proximalen Kante der Leisten gelegenes dreieckiges Feld, dessen Basis distal- und lateralwärts gerichtet ist. Dieses Feld scheint bei der Flächenansicht den Leisten selber anzugehören.

Schnitt I (Figur 10). Die ersten Rippenpaare so wie die abwärts divergirenden Sternalleisten sind eine Strecke weit sichtbar und bereits von knorpliger Structur. Ganz kleine, mit verhältnismäßig großen Kernen versehene Zellen bauen diesen Knorpel auf, wobei die Intercellularsubstanz um so spärlicher erscheint, je weiter medialwärts man untersucht. So gewähren die Sternalleisten (*Sl*) bei schwacher Vergrößerung nur ein gekörntes Aussehen, während in den Rippen schon große Knorpelzellen mit reichlicher Zwischensubstanz erkennbar werden. Gerade proximal von den Sternalleisten

liegt jederseits ein ovales, fast rundliches, dicht gedrängtes Zellenlager (*E. m.*). Seine Elemente reichen medialwärts direct aus Sternum und scheinen hier sogar in diejenigen des letzteren überzugehen, lateral hingegen besteht eine durch kleinere, weniger roth gefärbte Zellen gebildete Grenzlinie. So sorgfältig ich auch untersuchen mochte, es war zwischen dem feineren Baue der Sternalleisten und diesen Gebilden kein merklicher Unterschied wahrnehmbar, vielleicht, dass die Elemente der auf dem Sternum gelagerten Stücke, welche wir auf Grund ihrer Lage als Suprasternalstücke benennen wollen, eine geringere Größe aufwiesen.

Schnitt V. Die Rippen und Sternalleisten sind in ihrer ganzen Ausdehnung durch den Schnitt getroffen, auch die Claviculae sind sichtbar (Fig. 10[2]). Die proximalen von dem ersten Rippenpaare abstammenden Sternalabschnitte erscheinen ihrer Form nach Widderköpfen ähnlich, die sich mit der Stirn berühren. Auf ihnen lagernd sind wieder die vorher beschriebenen paarigen Stücke sichtbar (*E. m.*); sie erreichen hier den größten Durchmesser. Der sagittale beträgt 0,25 mm, der transversale Durchmesser 0,45 mm. Die Gestalt ist demnach die eines langgestreckten Ovales, dessen größte Achse parallel der ersten Rippe verläuft. Der laterale Rand liegt etwa in derselben Sagittalebene wie die Trennungslinien der ersten Rippe von den Sternalpartien. Rechts ist wieder ein ganz allmäliger Übergang in die Elemente der Sternalleisten wahrnehmbar, aber nur medial, während lateral eine deutliche Trennungslinie persistirt. Proximal von den Bildungen liegen die längsgetroffenen Claviculae (*Cl*), deren sternale Apophysen in keinem Zusammenhange mit jenen stehen.

Schnitt VII. Die Verhältnisse haben sich in so fern wesentlich geändert, als die auf den früheren Schnitten getrennten Suprasternalstücke sich vollständig berühren. Seine Durchmesser haben sich gleichfalls geändert, der größte fällt in die Sagittalebene und überragt den transversalen fast um das Dreifache. Auch ihre Anheftung an die medialen Ränder der sich berührenden Sternalleisten ist eine innigere geworden. Die stark roth gefärbte periostale Schicht der Manubriumhälfte bildet z. Th. eine scharfe Trennungslinie, die jedoch rechts an den medialen Partien aufgehoben zu sein scheint, so dass die Zellen der beiderlei Gebilde in einander übergehen, wie sich auch die Elementartheile nicht wesentlich von einander unterscheiden: sie sind durch einen großen Kern und ein enges Aneinanderliegen gekennzeichnet. Die Schlüsselbeine ragen beide in den von dem Sternum und den Suprasternalstücken gebildeten offenen Winkel hin-

ein, und so erscheinen jene Stücke zwischen die Schlüsselbeine wie eingekeilt. Die Periostschichten der letzteren erreichen gegen das Sternum hin eine sehr bedeutende Mächtigkeit. Ihre kleinen roth gefärbten Elemente stellen einen allmäligen Übergang gegen die Suprasternalstücke dar.

Schnitt IX (Figur 10[3]). Die Suprasternalstücke erscheinen klein und rundlich, sie berühren einander und sind sogar ein wenig zwischen die Sternalleisten eingezwängt. Ihre Berührung mit den Claviculae ist noch lockerer geworden, indem kleinere, spindelförmige und durch reichlichere Intercellularsubstanz getrennte Zellen zwischen beiden liegen.

Während auf den folgenden Schnitten die Schlüsselbeine noch als fernere Bestandtheile auftreten, so ist weder von dem Sternum noch von den Suprasternalstücken etwas zu sehen.

Das reale Bild, das sich durch eine Combination der Schnitte entwerfen lässt, ist folgendes: auf den beiden Hälften des unvereinigten Manubrium sterni befinden sich Bildungen von gleicher Structur mit dem Sternum, welche an bestimmten Stellen mit diesem geweblich zusammenhängen. Diese Bildungen sind in dorsoventraler Richtung über dem Manubrium gelagert. Ventral erscheinen sie von oben nach unten abgeplattet, weiter dorsal nimmt der quere Durchmesser an Länge rascher ab als der sagittale, so dass die Gebilde hier in platte Leisten übergehen. Sie verjüngen sich mehr und mehr, um abgestumpft zu enden. Ventral liegen die suprasternalen Stücke weit aus einander, sie nähern sich dorsal und lagern schließlich ganz beisammen. So vereinigt zwängen sie sich zwischen die Sternalleisten ein.

Die Schlüsselbeine lagern in den dorsalen Abschnitten der Suprasternalstücke deren lateralen Flächen an, in den ventralen hingegen befinden sie sich mehr auf den proximalen Flächen jener Gebilde.

Menschlicher Embryo von ca. 2.4 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserie (von 18 Schnitten).

Die Sternalleisten berühren sich in größerer Ausdehnung. Wir erblicken hierin ein Argument für die weiter vorgeschrittenen morphologischen Zustände dieses Embryo.

Aus dem sechsten, zehnten und elften Schnitte erkennen wir die Umwandlungserscheinungen der aus der vorigen Serie beschriebenen Suprasternalstücke. Jene beruhen darin, dass von der knorpligen Anlage der Gebilde nur noch auf den ventralen Schnitten eine

Andeutung vorhanden ist. Auf Schnitt VI (Figur 11[1]) erscheint zwischen die sich berührenden Sternalleisten ein dreieckiges Knorpelstückchen eingeschaltet (*E. m.*), dessen proximale Seite nach oben leicht convex ist und deren Verlängerung mit den Rändern der Sternalleisten zusammenfällt. Der dreiseitige Knorpel ist in der Medianlinie durch eine schwach rothgefärbte Zone in zwei Hälften getheilt. Diese Zone könnte als Fortsetzung der Trennungslinie zwischen den beiden Hälften des Manubrium aufgefasst werden. In dem feineren Baue stimmt das Manubrium mit dem Suprasternalknorpel, welcher uns in jenem dreiseitigen Gebilde wieder erscheint, völlig überein. Beide bestehen aus ziemlich großen, dicht an einander liegenden, z. Th. gegen einander abgeplatteten und mit einem großen Kerne versehenen Zellen. Die Clavicula (*Cl*) neigt sich gegen die schwach angedeutete Incisura clavicularis des Sternum hin, liegt daher ziemlich weit von dem suprasternalen Gebilde entfernt. Ein aus rundlichen kleinen Zellen zusammengesetztes Gewebe, welches nach beiden Seiten in das Periost der Clavicula zu verfolgen ist, füllt den Zwischenraum zwischen letzterer und dem Sternum aus. Es reicht lateralwärts etwa bis zur Abgliederungslinie der ersten Rippe vom Manubrium. Bei stärkerer Vergrößerung nimmt man in diesem Gewebe eine erste Differenzirung in drei Schichten wahr, deren Grenzlinien parallel dem Sternalrande verlaufen. Die intermediäre besteht aus mehr ovalen oder spindelförmigen Elementen. Züge von letzteren sind von der medialen Periostschicht der Clavicula zum lateralen Rande des Manubrium verfolgbar. Die zwei anderen Schichten, welche wir als »sternale« und »claviculare« bezeichnen wollen, entsprechen einander im Baue und in der Breite; die eine steht in innigem Zusammenhange mit dem periostalen Gewebe des Sternum, die andere mit dem der Clavicula.

Auf einem der folgenden Schnitte (siehe Figur 11[2]) werden die geschilderten Verhältnisse nur durch die geringere Entfernung zwischen Sternum und Clavicula modificirt; an den medialen Abschnitten bemerkt man jedoch manche Veränderungen. Dadurch, dass sich die medialen Ränder des Sternum jederseits stärker erheben, ist die Incisura clavicularis deutlicher ausgebildet. Zugleich entsteht durch diese Erhebungen und zwischen ihnen im Bereiche der Medianlinie proximal ein offener Ausschnitt, indem sich die Sternalränder unter einem spitzen Winkel vereinigen. Diesen Ausschnitt füllt ein unpaares Knorpelstückchen aus, dessen oberer convexer

Rand den Ausschnitt kuppelförmig schließt. Seine gewebliehen Eigenschaften stimmen ganz mit denen des Manubrium überein.

Schnitt XV (Fig. 11^3). Die hier gegebenen Zustände schließen sich an die vorigen eng an. Die Sternalleisten erheben sich mit ihren proximalen Rändern etwas mächtiger, fallen aber steiler gegen die Medianlinie hin ab; das unpaare mediale Knorpelstück sitzt keilförmig zwischen den Hälften des Manubrium und ragt proximal weiter als an den früheren Schnitten über das Sternum empor. Hier hat der Knorpel seine größte Höhe erreicht, sie beträgt 0,5 mm.

Aus der Schilderung dieser Schnittserie folgern wir, dass die suprasternalen Gebilde Anordnung und Gestalt nicht unwesentlich veränderten. Die ursprünglich paarig angelegten Knorpelchen sind in großer Ausdehnung verschmolzen und nur noch in den ventralen Abschnitten spurweis paariger Natur. Die Gestalt ist die eines Keiles mit abgerundeter proximaler Basis; zugleich ist der Knorpel in die proximal aus einander weichenden Sternalleisten eingezwängt, letztere mit seiner Basis überragend. Er ist durch Größe, Lagerung und die näheren Beziehungen zum Manubrium sterni in seiner Selbständigkeit, verglichen mit früheren Zuständen, bereits erheblich beschränkt. Hand in Hand mit dieser Erscheinung ist der einstmalige Zusammenhang mit dem Schlüsselbeine gänzlich aufgegeben; denn während letzteres anfänglich mit den perichondralen Schichten gegen die paarigen Suprasternalstücke gerichtet war, so sahen wir sie jetzt in einer engeren Beziehung zu den lateralen Partien der Manubriumhälften. In dem intersternoclavicularen Gewebe war die erste Sonderung in mehrere Schichten eingeleitet, in eine »claviculare«, eine »intermediäre« und eine »sternale«.

Embryo von ca. 3,5 cm Scheitel-Steiß-Länge. Sagittale Schnittserie.

Dieses Präparat dient einerseits zur Controle der vorigen Stadien, anderseits füllt es Lücken des bisher Vorgeführten aus. An den Schnitten, welche die seitliche Brustwandung treffen, befindet sich die Clavicula in weiter Entfernung von der ersten Rippe. Allmälig nähern sich beide Skelettheile der Medianlinie. An den Schnitten, bei denen die Sternalleisten getroffen wurden, findet eine unmittelbare Berührung der letzteren mit den breiten perichondralen Schichten der Clavicula statt. Weiter gegen die Medianlinie zu schwindet die Clavicula ganz. An ihre Stelle tritt das dem längsdurchschnittenen Sternum proximal- und dorsalwärts aufsitzende Su-

prasternalstückchen. Die Größe desselben nimmt medial ab und ändert seine Form dergestalt, dass das aus der dorso-proximalen Kante des Manubrium entspringende Gebilde kappenförmig über das Manubrium sich lagert. Auf dem Schnitte, welcher gerade durch die Medianlinie geführt ist, fehlen die suprasternalen Stücke, aber sie treten in ganz entsprechender Weise wie an der einen so auch an der andern Körperhälfte wieder auf. Es sind daher hier noch die paarigen Zustände erhalten. Der entwicklungsgeschichtlichen Stufenreihe nach stehen die Suprasternalgebilde des letzten Embryo etwa zwischen dem erst- und zweit beschriebenen. Denn sie erheben sich von der medialen Partie der dorsalwärts gerichteten Manubriumkante jederseits als ansehnliche Knorpelstücke und vereinigen sich, indem sie immer schmaler werden, in der Medianlinie des Körpers. Allein schon dadurch, dass die lateralen Abtheilungen das Vierfache des sagittalen Durchmessers der medialen besitzen, ist die paarige Anlage hinlänglich documentirt. In Übereinstimmung mit der Serie I ist die Verbindung der periostalen clavicularen Schicht mit den Knorpeln vorhanden.

Alle folgenden untersuchten Objecte stellen weit differenzirtere Stadien dar. An ihnen ist bereits eine Verschmelzung der Sternalleisten, entweder in ihrer ganzen Ausdehnung oder doch in den proximalen Abschnitten vor sich gegangen (siehe Figur 12 u. 13). Der proximale Rand des Manubrium zeigt nirgends, auch in der Medianlinie nicht, irgend welche Unebenheiten, welche noch auf die früheren, durch die suprasternalen Stücke hervorgebrachten Zustände verwiesen. Es sind eben jene Stücke dem Manubrium einverleibt worden. Wir werden daher nicht mehr von ihnen zu handeln haben.

Es sei nun unser Augenmerk noch auf die ferneren Differenzirungsvorgänge zu richten, welche an dem Gewebe zwischen Clavicula und Sternum sich vollziehen.

Embryo von 3,5 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Serie.

Die Sternalleisten sind in der ganzen Länge vereinigt, jedoch erscheint auf allen Schnitten noch eine schwach roth gefärbte mediane Zone, welche nirgends bis an den proximalen Rand des Manubrium hinaufragt (Figur 12). Letzterer erscheint ventral leicht convex, weiter dorsal aber haben die Schlüsselbeine an ihm eine deutliche Vertiefung erzeugt, die erste Anlage einer Incisura clavicularis sterni. Die knorpeligen Apophysen der Claviculae sind auf den mittleren

Schnitten dem Sternum am meisten genähert. Das Zwischengewebe ist stark roth gefärbt, was von den kleinen, mit verhältnimsäßig großen Kernen versehenen Formelementen herstammt. Durch alle Schnitte hindurch lassen sich wieder die drei, hier aber schon schärfer von einander getrennten Schichten unterscheiden:

a) eine sternale (*st*),
b) eine claviculare (*cl*) und
c) eine intermediäre (*i*).

Die beiden ersten sind, da sie sich continuirlich in das Perichondrium fortsetzen, anscheinend nichts anderes als die stark verdickten perichondralen Zonen. Sie bestehen aus rundlichen Elementen von der früher beschriebenen Eigenschaft. In der intermediären Schicht finden sich fast nur spindelförmige kleine Zellen, die in Reihen angeordnet von der medialen Fläche der Clavicula schräg lateral- und distalwärts zur ersten Rippe sich wenden, um hier an der Grenze zwischen erster Rippe und Manubrium sterni in das Perichondrium überzugehen. Die Mächtigkeit der drei Zonen wechselt in der Weise, dass auf den ventralen Schnitten Anfangs alle drei gleich sind, darauf die intermediäre zur schwächsten und die claviculare zur mächtigsten wird. Auf den letzten dorsalen Schnitten hat die intermediäre Zone gegen die zwei andern an Dicke zugenommen. Von einer Gelenkbildung ist noch nirgends etwas wahrzunehmen.

Embryo von 4,1 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserie.

Das Manubrium stellt eine homogene Knorpelmasse dar (Fig. 13). Es bestehen noch Spuren einer Ablösung der ersten Rippe vom Sternum. Die Differenzirung des intersternoclavicularen Gewebes in drei Schichten ist deutlicher zum Vorschein gekommen. Ventralwärts erscheint die sternale Zone (*st*) mit ihren sternalen Abschnitten dem Manubrium jederseits eng angeschlossen. Die claviculare (*cl*) ist breit und berührt zum großen Theile die sternale Zone, wodurch die Zwischenschicht (*i*) comprimirt erscheint. Die sternalen und claviculären Schichten bestehen aus den nämlichen rundlichen kleinen Elementen, wie wir es früher erfahren haben. Dieselben gehen allmälig in die lateral gegen die erste Rippe gerichteten Züge von spindelförmigen Zellen der intermediären Zone über. Erst auf den weiter dorsalwärts folgenden Schnitten gewinnen alle drei Zonen eine mehr gleiche Dicke; die Hauptabschnitte der sternalen bleiben dabei mehr medial gelagert.

Während auch an diesem soeben vorgeführten Objecte noch gar keine Andeutung einer Gelenkhöhle zu sehen ist, so treten uns solche bei allen späteren entgegen. Es sind ihrer stets zwei, von denen die eine proximal, die andere distal von der intermediären Schicht zu finden ist. Die perichondrale Clavicular- und Sternalzone helfen die Höhlungen begrenzen.

Embryonen bis zu 5,5 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserien.

Auf den ersten ventralen Schnitten tritt allein die proximale Gelenkhöhle auf, darauf erscheinen proximale und distale Höhle zusammen auf einem Schnitte. Die erstere erstreckt sich weiter lateral als die letztere, zugleich aber ragt diese medialwärts über die erste hinaus. Die intermediäre Zone übertrifft ventral die sternale fast um das Fünffache. Allmälig gewinnen beide Zonen eine gleiche Breite, wobei die sternale ihren Durchmesser nicht wesentlich ändert. Der zehnte Schnitt lässt folgende Zustände erkennen: die distale Gelenkhöhle ist proximal durch die als Scheidewand zwischen beiden Gelenkhöhlen auftretende intermediäre Zone begrenzt. Ihre Ränder sind zerklüftet und mit frei in das Lumen hineinreichenden Gewebsfetzen behängt. Der distale Rand bildet beiderseits die Fortsetzung der Grenze zwischen der sternalen und intermediären Zone, er ist weniger uneben als der proximale. Die spindelförmigen Elemente der intermediären Zone gehen lateral und medial von den Gelenken in die zwei andern Schichten über; die sternale von ihnen besitzt einen Höhendurchmesser von 0,333 mm, rechts ist sie überall gleichmäßig, links hingegen nimmt sie medial um über das Doppelte an Mächtigkeit zu. Die gegen die Gelenkhöhlen gerichteten Zellen der sternalen Zone sind ausgeprägt spindelförmig und durch reichliche Zwischensubstanz getrennt. Gegen das Manubrium zu formen sich die Zellen erst in rundliche, mit großen Kernen versehene um, darauf in wahre Knorpelzellen, die sich von denen des Manubrium in gar nichts unterscheiden. Daher ist auch der Übergang der sternalen Schicht in das Manubrium ein ganz unmerklicher; ein Unterschied zwischen beiden besteht nur in der stärker roth gefärbten Intercellularsubstanz der sternalen Zone. Mit der Abnahme der Höhendurchmesser der 3 Schichten gegen das Dorsum ist die Clavicula dem Sternum genähert, die sternalen Schichten gewinnen erst wieder an Mächtigkeit auf den am weitesten dorsal gelegenen Schnitten, auf denen auch wieder die Clavicula weiter vom

Sternum entfernt liegt. Auf einem dieser Schnitte beträgt der Höhendurchmesser der sternalen Schicht 0,06 mm, während jener der intermediären nur um weniges mehr als 0,08 mm beträgt.

Diese Serie ist von den vorigen unterschieden: 1) durch das Auftreten von zwei Gelenkhöhlen zwischen den drei Schichten des intersternoclavicularen Gewebes und der beginnenden Ausbildung der Zwischenzone zur späteren Cartilago interarticularis; 2) durch die weit vorgeschrittene gewebliche Differenzirung jener drei Schichten. Während die claviculare am weitesten das ursprüngliche Verhalten bewahrte, so erlangte die sternale Zone so innige Beziehung zum Manubrium sterni, dass eine Trennung von dieser nur durch die verschieden roth gefärbte Intercellularsubstanz angedeutet schien. Die sternale Schicht legt sich dabei scheibenförmig über die Incisura clavicularis des Manubrium und nur an einzelnen Stellen ragt sie weiter medial, und giebt dadurch die engeren Beziehungen zur distalen Gelenkhöhlung auf.

Dorsal wird die Scheibe am mächtigsten, sie überragt hier den ventralen Höhendurchmesser fast um das Doppelte.

Embryonen von 10—12 cm Scheitel-Steiß-Länge. Frontale Schnittserie.

Die Zustände an diesen Objecten stimmen mit einander im Wesentlichen überein. Ich wähle daher zur Beschreibung einen 10 cm langen Embryo, an welchem das Wichtigste sich in folgender Weise darstellt (Figur 15 $^{1-3}$). Die proximale Gelenkhöhle reicht wie an den früheren Präparaten weiter lateralwärts als die distale, und diese weiter medialwärts als die erstere. Auf den ventralen Schnitten ist die claviculare Zone nur durch das schmale Perichondrium der knorpeligen Apophyse der Clavicula dargestellt; von gleicher Höhe sind die intermediäre Scheibe und die sternale Schicht, welche letztere sich weit über die proximale Gelenkhöhle hinauserstreckt, sie stellt von ihrem medialen zum lateralen Abschnitte eine gleichmäßig dicke, dem Manubrium aufsitzende Leiste dar. Dorsal nimmt der Höhendurchmesser der sternalen Schicht allmälig ab, gleichzeitig aber sehen wir dieselbe weiter medialwärts auf dem Körper des Manubrium wieder, um schließlich mit den Gelenkhöhlen gemeinsam zu verschwinden. Die intermediäre Zone ist am dünnsten da, wo Clavicula mit dem Sternum in nächster Berührung steht, sie zeigt im Baue und in der Lagerung gleiches Verhalten wie früher.

Der feinere Bau und auch das ganze Aussehen stimmt vollkom-

men mit demjenigen des Manubrium überein. Beide bestehen überall aus Knorpelgewebe mit reichlicher, ungefärbt gebliebener Intercellularsubstanz. Während noch auf früheren Serien ein Übergang von der sternalen Zone ins Manubrium stattfand, so hat sich auch hier allenthalben eine stark roth gefärbte Scheidelinie, aus kleinen rundlichen Zellen bestehend, ausgebildet. Die auf den weiter dorsal gerichteten Schnitten sich findenden medialen Fortsetzungen der knorpligen sternalen Zonen bestehen aus indifferenteren Zellen; sie stimmen mit denen des Perichondriums mehr überein, so wie sie auch in die des letzteren übergehen.

Bei der Durchsicht von Präparaten älterer Embryonen, z. B. eines 11,5 cm langen Knaben (siehe Figur 16), ist eine Abnahme an den Höhendurchmessern, zugleich aber eine Breitezunahme der sternalen knorpeligen Schicht leicht zu constatiren.

Weitere Stadien von menschlichen Embryonen habe ich nicht untersuchen können, und so lassen sich die Beobachtungen erst wieder an die Zustände von Neugeborenen anreihen (Figur 17). Die sternale Zone ist auch hier vorhanden. Aber die continuirliche Ausdehnung ist eine sehr geringe, sie beschränkt sich eng auf die distale Gelenkhöhle, welche sie begrenzen hilft. Weiter medialwärts von der Gelenkhöhle konnte ich Nichts mehr wahrnehmen, was an frühere Zustände erinnern könnte. Daraus, dass das Wachsthum der sternalen Leiste zurückgeblieben ist, erklärt sich der geringe Höhendurchmesser, welcher nicht mehr als bei dem 12 cm langen Embryo beträgt. Auch gewebliche Differenzirungen haben sich in der sternalen Leiste eingestellt. Denn obgleich unzweifelhaft Anhäufungen von Knorpelelementen noch in ihr vorhanden sind, so lässt eine stärkere rothe Färbung und Züge spindelförmiger Elemente doch schon eine große Verschiedenheit von dem Baue des Sternalknorpels erkennen.

Die Rückbildung, welche die knorpelige Sternalzone des Neugeborenen erleidet, findet sich, wie es scheint, deutlicher bei älteren Individuen ausgesprochen. Einem völligen Untergange jedoch scheinen die Sternalzonen nicht zu unterliegen, wenn wir die von Luschka[1] herrührenden Angaben über den feineren histiologischen Bau des knorpeligen Überzuges an der Handhabe des Sternum beim Menschen mit unseren früheren Beobachtungen in Zusammenhang zu bringen versuchen. »Für die Dauer einer vollständigen Continuität,« sagt Luschka, »mit

[1] Halbgelenke etc.

dem Knorpel der ersten Rippe hat der Überzug zweierlei Schichten, eine tiefere vom Rippenknorpel herrührende mit hyaliner, eine oberflächliche mächtigere mit faseriger Grundlage. Später besteht er in seiner ganzen Dicke aus einem faserknorpeligen Gewebe.« Man dürfte wohl darin nicht fehl gehen, wenn man in der oberflächlichen faserigen Schicht der knorpeligen Gelenkfläche des Manubrium sterni die Überreste der oben ausführlich behandelten sternalen Schicht der Sternoclavicularverbindung erblickt. Wahrscheinlich verknöchert die tiefe hyalinkorpelige Schicht nach dem 30. Lebensjahre, so dass dann nur noch die faserige oberflächliche übrig bleibt, um die distale Gelenkhöhle zu begrenzen.

So weit das Thatsächliche über das in diesem Capitel behandelte Thema. Es handelt sich, wie aus dem Mitgetheilten ersichtlich sein wird, bei den genetischen Beziehungen des Sternoclaviculargelenkes um ziemlich complicirte Verhältnisse. Des besseren Verständnisses wegen fasse ich hier die gesammten Vorgänge in Kurzem zusammen:

In früher Embryonalzeit, wo die Sternalleisten sich noch nicht in ihrer ganzen Länge vereinigten und zwischen Clavicula und den Sternalleisten nur indifferentes Gewebe sich vorfindet, erscheinen zwei selbständige Gebilde, welche zu den Sternalleisten in nähere Beziehung treten. Anfänglich trifft man dieselben jederseits auf den sternalen Abschnitten der proximal unvereinigten Manubriumränder aufsitzend und von der ventralen zur dorsalen Fläche sich herüberlagernd. Später verwächst das paarige Gebilde, indem es gleichzeitig eine mehr und mehr knorpelige Beschaffenheit annimmt, zuerst in seinen dorsalen Abschnitten, schließlich in der ganzen Ausdehnung. Indem dieser Process vor sich geht, kommt das unpaar werdende Knorpelstückchen immer mehr zwischen die noch unvereinigten Hälften des Manubrium sterni zu liegen. Schließlich ragt nur noch die proximale Fläche des Knorpels über das Manubrium kuppelförmig herüber. Mit der innigen Verschmelzung der beiderseitigen Sternalleisten sieht man auch die Grenze zwischen dem erwähnten Knorpelstücke und dem Manubrium zuerst undeutlicher werden, darauf gänzlich verschwinden, ein Beweis dafür, dass in diesem Zustande jenes dem Sternum einverleibt worden ist. Und zwar gestaltet sich die Verwachsung beider zu einer so innigen, dass man nirgends mehr eine Andeutung von verschiedenen, d. h. heterogenen Bildungen wahrzunehmen vermag.

Das spätere Manubrium sterni ist daher aus zwei sich verschie-

den verhaltenden Bildungen zusammengesetzt. Die eine von ihnen ist sicher costaler Natur, und zwar zum weitaus größten Theile von der ersten Rippe herstammend; von wo aber die andere, die der suprasternalen Theile, herzuleiten ist, lässt sich für den Menschen, so weit meine Untersuchungen reichen, nicht entscheiden.

Nachdem die Sternalleisten sowohl unter einander als auch mit den suprasternalen Knorpelstückchen vereinigt sind, differenzirt sich das intersternoclaviculare Gewebe in drei ganz discrete Schichten, von denen die eine mit dem Perioste der Clavicula, die andere mit dem des Sternum zusammenhängt und die letztere zwischen den zweien sich befindet. Es entwickeln sich an der Grenze je zweier dieser Schichten, in verhältnismäßig später Embryonalzeit, die das ganze Leben hindurch sich forterhaltenden Gelenkhöhlen der Sternoclavicularverbindung.

Die ursprünglich fast gleich stark entwickelten Gewebsschichten unterliegen einem verschiedenen Schicksale. Die der Clavicula zugehörige nimmt im Laufe der embryonalen Entwicklung an Mächtigkeit ab und schwindet, sich in hyalinen Knorpel umwandelnd, bis auf den schwachen, der proximalen Gelenkhöhle zugekehrten Überzug des Schlüsselbeines. Die Zwischenschicht, welche stets ihre wichtigen Beziehungen zu den beiden Gelenkhöhlen bewahrt, wandelt sich in Faserknorpel um und erscheint uns später als die Cartilago interarticularis. Eine Reihe auffallender Umbildungen erfährt die dem Sternum anliegende letztere Schicht. Anfänglich stellt dieselbe, da ihre Elemente ganz mit denen des Perichondrium am Manubrium übereinstimmen, eigentlich auch nichts als eine Verbreiterung derselben vor, welche verschieden weit medial- oder lateralwärts sich auszubreiten vermag. Anfänglich sind die Formbestandtheile der sternalen Schicht mehr indifferenter Natur, sie formen sich nach und nach in wahre hyaline Knorpelelemente um, deren Übereinstimmung mit denen des Manubrium zu bestimmten Zeiten sehr auffallend ist. In diesem Zustande findet man die sternale Schicht jederseits als eine flache Knorpelplatte dem Sternum dort aufgelagert, wo später die Incisura clavicularis sich ausbildet. Sie hilft demgemäß die distale Gelenkhöhle begrenzen, von welcher weiter medialwärts Fortsätze jener Knorpelscheiben sich verfolgen lassen. Diese lagern dem Manubrium gleichfalls auf, sind von ihm aber durch eine stärker in Carmin sich färbende Zone abgegrenzt. Die mächtigste Entfaltung erreichen die sternalen Schichten etwa bei Embryonen von 10—12 cm Steiß-Scheitellänge. Von hier an fallen die Knorpelscheiben einer

allgemeinen Rückbildung anheim, die bei Neugeborenen so weit vor sich gegangen ist, dass nur noch eine ganz schmale Leiste jener Knorpelscheiben übrig blieb (siehe Figur 17). Sie birgt in sich noch deutliche Knorpelelemente, aber die Intercellularsubstanz ist von derjenigen des Sternum ganz different geworden, was sich aus der starken rothen Carminfärbung ergiebt, so wie aus dem mehr faserigen Baue und vielen eingestreuten spindelförmigen Formelementen. Hat sich nun auch eine gewebliche Differenzirung zwischen dem Brustbeine und der sternalen Schicht ausgebildet, so ist dennoch der Übergang des ersten in die letztere ein ganz allmäliger geblieben. Was das postembryonale Schicksal der sternalen Schicht betrifft, so geht sie, wie es scheint, in Faserknorpel über, um in dieser Form den größten Theil des Lebens fortzubestehen.

Fragen wir nach der morphologischen Bedeutung jener embryonal auftretenden, theils sich wieder rückbildenden, theils in ihrer Selbständigkeit später beeinträchtigten Gebilde, so lässt sich wohl, wie ich glaube, für die zwischen Clavicula und Sternum befindlichen Theile eine Erklärung geben. Wir erinnern uns, dass in der Cartilago interarticularis des Menschen auf Grund ihrer Lagerungsbeziehungen zum Brustbeine und zur Clavicula ein Überrest des Episternum der Säugethiere aufgefunden worden ist. Da nun aber die Cartilago interarticularis, wie wir haben nachweisen können, als ein Differenzirungsproduct einer ursprünglich umfänglicheren intersternoclavicularen Gewebsanlage aufgefasst werden muss, durch welche sie mit zwei anderen Producten, unserer früheren »sternalen« und »clavicularen« Schicht, in engem genetischen Zusammenhang steht: so werden wir auch diese zwei Schichten in gleicher Weise wie die Cartilago interarticularis als homologe Abschnitte des anfänglich bei den Säugethieren ungegliederten Episternum auffassen müssen. Die ungleiche gewebliche Differenzirung, welchen die drei durch die Gelenkhöhlen gesonderten Schichten unterliegen, ist wohl durch die neuen functionellen Beziehungen hervorgerufen, welche die selbständigen Schichten zur sternoclavicularen Gelenkverbindung gewinnen. So darf man sich den Ersatz der zarteren hyalinen Knorpelsubstanz durch das faserknorpelige Gefüge in der Zwischenbandscheibe dadurch bedingt vorstellen, dass letztere durch die freie Einfügung zwischen Sternum und Clavicula den mechanischen Insulten lebhafter ausgesetzt eine derbere Grundsubstanz erforderte. Auch anderswo finden wir, unter gleichen Bedingungen, ähnliche Einrichtungen am

Kiefer- und am Kniegelenke. Da hingegen, wo die Episternaltheile dem festeren Knochengerüste eng angelagert bleiben, bilden sich einerseits, so an der Clavicula, jene Theile frühzeitig zurück, anderseits erlangen sie am Sternum zu Zeiten ihre ursprüngliche, bei sehr vielen Säugern noch knorpelige Beschaffenheit wieder. Doch auch hier unterliegen die Überreste des Episternum späterhin einer Rückbildung.

Erweist sich die Deutung der drei intersternoclavicularen Bildungen als Episternalstücke als richtig, so ist die Anschauung über die Genese der Gelenkhöhlen dahin zu modificiren, dass letztere nicht zwischen Episternum, Clavicula und Sternum, sondern interepisternal auftreten.

In Ausnahmsfällen treten beim Menschen die zuerst von Brechet beschriebenen Gebilde auf, für deren Deutung als Episternalstücke, wie sie von Luschka angegeben und von Gegenbaur modificirt wurde, meine Beobachtungen einen neuen Beleg abgeben. Diese Brechet'schen Gebilde sind Knochen oder Knorpel, welche medial von der Gelenkfläche für die Clavicula dem Sternum unmittelbar auflagern, sogar mit ihm verwachsen sein können. Da nun zu beobachten war, dass die embryonalen »sternalen« Schichten sich meistens bis über die für die Brechet'schen Knochen bestimmten Stellen medialwärts zu erstrecken pflegen; so kann hier gerade ein günstiger Boden für eine zuweilen weitergehende Entfaltung episternaler Stücke gegeben sein, vielleicht weil mechanische Insulte von dem Schlüsselbeine aus mehr oder weniger ausgeschlossen sind. Dafür, dass die Brechet'schen Knochen knorpelig präformirt und desshalb mit Fug und Recht zu den knorpelig auftretenden Episternalstücken zu rechnen sind, sprechen die Beobachtungen bei Neugeborenen und Kindern aus den ersten Lebensjahren. Bei ihnen habe ich wiederholentlich an der bestimmten Stelle des proximalen Manubriumrandes größere faserknorpelige Bildungen angetroffen, die später wohl auch einem Schwinden anheimgefallen sein würden. Auf der Figur 22 ist mit *x* ein derartiges Gebilde von einem 6 Monate alten Kinde bezeichnet, welches die zwischen Sternum und der Cartilago interarticularis befindliche Gelenkhöhle medial begrenzen hilft und bei starker Vergrößerung den auf Figur 22[1] abgebildeten faserknorpeligen Bau besitzt[1].

[1] Kürzlich veröffentlichte Prof. K. Bardeleben seine Untersuchungen über das Episternum des Menschen (Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaften. Jahrg. 1879. Sitzung vom 12. De-

Es bleibt uns nunmehr noch übrig, Anknüpfungspunkte zu finden für die embryonalen paarigen Knorpelchen, welche nahe der Mittellinie dem Manubrium sterni aufsitzen. Auch für ihre Deutung ist vielleicht das Episternum der Säugethiere heranzuziehen. Es wäre daran zu denken, dass jene paarigen Knorpelchen Überbleibsel des Mittelstückes vom Episternum darstellten. Wenn dem aber so ist, so liegt die Vermuthung nahe, in der Paarigkeit jener embryonalen Knorpelstückchen des Menschen auch einen Hinweis auf eine ursprüngliche paarige Anlage des Episternum der Säugethiere überhaupt zu erblicken, wofür der Beweis gegeben ist, wenn die GÖTTE'sche Herleitung des Episternum aus den Schlüsselbeinen eine richtige ist (Archiv f. mikroskop. Anat.). Wir müssen aber auch die Möglichkeit zugeben, dass bei näherer Kenntnis von der Natur der paarigen suprasternalen Knorpelstücke diese einstens mit dem

cember), die zu dem Ergebnisse führten, dass in den tieferen, zwischen den Menisci und dem oberen Rande des Manubrium sterni befindlichen Schichten des Ligamentum interclaviculare Reste eines medialen Theiles des Episternum sich finden und dass ein Theil des mittleren, unpaaren Abschnittes des Episternum wahrscheinlich in die Bildung des Manubrium übergegangen seien. Meine mitgetheilten Beobachtungen schließen sich denen von BARDELEBEN keineswegs an. Es ist mir nicht gelungen, bei 12wöchentlichen und älteren Embryonen einen continuirlichen faserknorpeligen Streif wahrzunehmen, wie ihn BARDELEBEN beschreibt, der von der Mitte des Manubrium aus nach den Seiten sich erstreckt, um sich dort mit einem Schenkel dem lateralen Rande des Manubrium und mit einem anderen in die Clavicula und in den Meniscus überzugehen. Bindegewebsstränge, welche mit den drei oben beschriebenen Intersternoclavicularscheiben, mit dem proximalen Rande des Manubrium und mit den Lagerstätten von Faserknorpel an den Stellen, wo die BRECHET'schen Gebilde zu lagern pflegen, continuirlich zusammenhängen, habe ich allerdings bei etwas älteren Embryonen stets wahrnehmen können. Diesen Bindegewebszügen die Bedeutung von Episternalresten zuzuschreiben, halte ich für unzulässig; anders, wenn in ihnen wirklich Knorpelelemente auftreten. Ich möchte mich zu Gunsten dieser Ansicht vor Allem auch dann nicht aussprechen, wenn die in einer sehr viel früheren Embryonalperiode auftretenden supersternalen Knorpelstücke als Überreste eines knorpeligen Episternum der Säugethiere zu deuten sind. Es liegt dann eine Schwierigkeit darin, die an der nämlichen Stelle später auftretenden Gebilde mit dem gleichen Episternum zu homologisiren. Dann dürfte es nicht gefehlt sein, die Bedeutung des von BARDELEBEN beschriebenen faserknorpeligen Streifens als Episternalrest nur auf die medial von den Gelenkhöhlen lagernden Theile auszudehnen, die sich zuweilen zu den größeren Skelettheilen (BRECHET's) entwickeln.

Haben aber die von mir beschriebenen Knorpelstücke die Bedeutung von Rippenresten, so mögen die auf dem oberen Rande des Manubrium von BARDELEBEN wahrgenommenen Faserknorpel die Bedeutung eines mittleren Episternalrestes beanspruchen.

siebenten Halsrippenpaare in genetische Beziehung zu bringen sind. An Wahrscheinlichkeit würde diese Ansicht gewinnen, wenn uns Fälle bekannt würden, in denen die sonst eine Rückbildung erleidenden Rippen bis zum Manubrium sterni verfolgbar wären. Ich möchte trotzdem dieser letzteren Deutungsweise in so fern mich lieber anschließen, als folgende Factoren für die Rippennatur der betreffenden Stücke zu sprechen scheinen: 1) ihre gewebliche Übereinstimmung mit dem Manubrium sterni, 2) ihr zeitlich mit den Sternalleisten übereinstimmendes und ihr so sehr verschiedenes Auftreten von dem der anderen Episternalreste (wir werden Reste der Rippen, da diese phylogenetisch die älteren Theile sind, ontogenetisch auch früher erwarten als Episternaltheile), 3) ihr so rasches Verschmelzen mit dem Manubrium, während die Episternalreste nicht einfach dem Manubrium sich einverleiben, sondern sich zum größten Theile rückbilden.

Wir lassen die Frage nach der wahren Natur der besprochenen Knorpelstücke offen und warten auf nähere Untersuchungen.

Heidelberg, Juni 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII—XIX.

Fig. 1. Ventrale Flächenansicht eines in Glycerin aufgehellten Brustbeines von einem ca. 3,0 cm großen menschlichen Embryo. Vergrößerung: $^{25}/_{1}$.

Fig. 2. Ventrale Flächenansicht eines Brustbeines von einem ca. 3,5 cm großen menschlichen Embryo. Vergrößerung: $^{21}/_{1}$.

Fig. 3. Frontalschnitt durch den ventralen Abschnitt eines Brustbeines von einem ca. 2,4 cm langen menschlichen Embryo. Die Sternalleisten (*Sl*) sind noch durch quer verlaufende dunklere Schichten in mehrere Abtheilungen gesondert. Vergrößerung: $^{30}/_{1}$.

Fig. 3*A*. Brustbein eines ca. 2,5 cm langen menschlichen Embryo. Die dargestellten Verhältnisse entstanden nach einer Combination mehrerer auf einander folgender Frontalschnitte. Beide knorpligen Sternalleisten (*Sl*) sind von der vierten Rippe an getrennt und hängen jederseits mit acht Rippen, distalwärts mit dem paarigen stabförmigen, in die Bauchdecken ragenden Processus ensiformis (*P. e.*) zusammen. Zwischen den ersten sechs Rippenpaaren und den Sternalleisten sind Andeutungen einer Abgliederung vorhanden. *Cl* Schlüsselbeine; *E. m* Lager dicht gedrängter Zellen an dem proximalen Rande der Sternalleisten. Vergrößerung: $^{12}/_{1}$.

Fig. 4. Frontalschnitt durch den dorsalen Abschnitt eines 3,0 cm langen menschlichen Embryo. Die Sternalleisten (*Sl*) sind median unvereinigt. Vom Processus ensiformis (*P. e*) erstrecken sich lateralwärts paarige Fortsätze. Proximal von der fünften Rippe sind die Sternalleisten durch querverlaufende Linien getrennt. Vergrößerung: $^{15}/_{1}$.

Fig. 5. Frontalschnitt durch die 5. — 7. Rippe und den unpaaren Schwertfortsatz. Menschlicher Embryo von 3,8 cm Länge. Sternalleisten sind distal noch unvereinigt; zwischen ihnen liegt die eine siebente Rippe.

Fig. 6. Frontalschnitt durch die letzten unteren (5—7) Rippen und den unpaaren Schwertfortsatz (*P. e*), von welchem seitlich je ein Strang abgeht. Links besteht ein Zusammenhang mit der achten Rippe. Vergrößerung: $^{15}/_{1}$.

Fig. 7. Frontalschnitt durch den distalen Theil des Sternum eines 3,8 cm messenden Embryo. Der Schwertfortsatz (*P. e*) ist von den noch unvereinigten Sternalleisten (*Sl*) durch quere dunklere Schichten getrennt. Vergrößerung: $^{15}/_{1}$.

Fig. 8. Menschl. Embryo von 4,1 cm. Frontalschnitt durch die distalen unvereinigten Sternalleisten (*Sl*), mit denen der paarige Schwertfortsatz (*P. e*) continuirlich zusammenhängt.

Fig. 9. Brustbein eines 32 cm langen Mädchens. Schwertfortsatz (*P. e*) besteht aus zwei gekrümmten Stäben, die sich distal berühren. Vergrößerung: $^{2}/_{3}$.

Fig. 10^{1-3}. Frontale Brustbeinschnitte einer Serie von einem 3,0 cm menschlichen Embryo. Fig. 10^{1} stammt aus den ventralen, Figur 10^{2-3} aus den weiter dorsal gelegenen Abschnitten des Brustbeines. Sternalleisten (*Sl*) unvereinigt. Proximal von ihnen ein paariges knorpeliges Gebilde (*E. m*) (»Suprasternalstücke«), welches auf Fig. 10^{3} in naher Berührung steht. *Cl* Schlüsselbeine. Vergrößerung: $^{25}/_{1}$.

Fig. 11^{1-3}. Frontrale Brustbeinschnitte einer Serie von einem 2,4 cm messenden Embryo. Fig. 11^{1} entstammt den ventralen, Fig. 11^{2-3} den weiter dorsal gelegenen Brustbeinabschnitten. *E. m* Suprasternalgebilde, welches nur noch auf Fig. 11^{1} paariger Natur ist und zwischen die Sternalleisten (*Sl*) eingefügt erscheint. *Cl* Schlüsselbein. Vergrößerung: $^{25}/_{1}$.

Fig. 12 u. 13. Frontalschnitt durch die Brustbeine eines 3,5 und eines 4,1 cm langen menschlichen Embryo, bei denen zwischen Clavicula (*Cl*) und Sternum indifferentes Gewebe sich befindet. Dasselbe geht in die periostale Schicht sowohl der Clavicula als auch des Sternum (*St*) allmälig über. Auf Fig. 13 bemerkt man die erste Andeutung einer Sonderung in zwei Gewebslager. Das erste Rippenpaar ist vom Sternum auf Fig. 12 ganz, auf Fig. 13 theilweis getrennt. Vergrößerung: $^{25}/_{1}$. Fig. 13^{4} stellt den feineren übereinstimmenden Bau des Manubrium (*M. st*) und den des Suprasternalgebildes (*E. m*) dar.

Fig. 14^{1-2}. Frontalschnitt durch das Brustbein eines 5,5 cm langen Embryo. Sonderung des intersternoclavicularen Gewebes in drei Schichten, eine claviculare (*c. l*), eine intermediäre (*i*), eine sternale (*st*). Zwischen ihnen zwei Gelenkhöhlen.

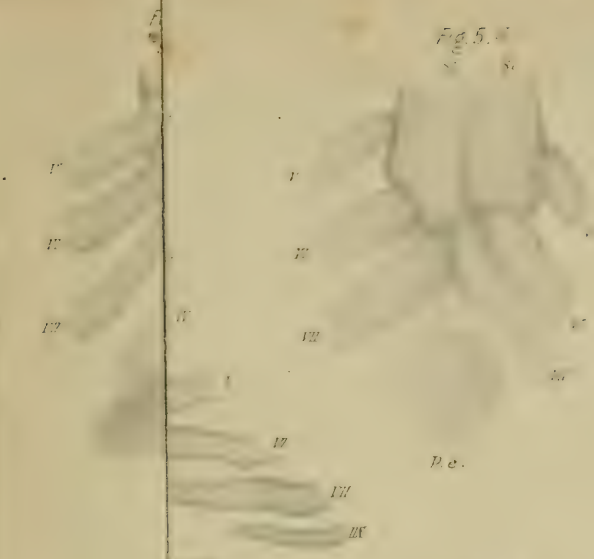
Fig. 15—17. Die gleichen Verhältnisse wie auf Fig. 14, aber in weiterer Entwicklung. Die sternale Schicht (*st*) hängt auf Figur 15 u. 16 unmittelbar mit dem Manubrium sterni zusammen, auf Fig. 17 ist dieselbe wieder schärfer vom Sternum abgesetzt. Die drei Schichten stimmen auf Fig. 15 und 16 geweblich überein, während sie auf Fig. 17 bereits differenzirt erscheinen. Vergrößerung: $^{15}/_{1}$. Auf Fig. 15[4] ist die feinere Structur des Manubrium sterni (*M. st*) und der drei intersternoclavicularen Zonen (*st*, *i*, *c*) dargestellt. In letzteren liegen die Knorpelelemente dicht gedrängt bei einander, im Manubrium sind sie durch homogene Intercellularsubstanz getrennt.

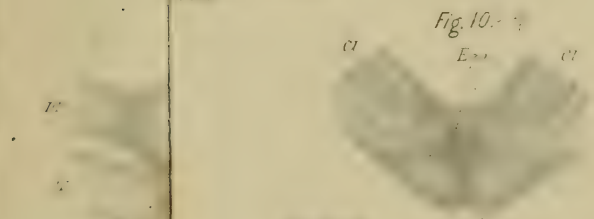
Fig. 15. Präparat von einem 10,0 cm langen menschl. Embryo.
Fig. 16. - - - 11,5 - - - -
Fig. 17. - - - Neugeborenen.
Fig. 18. Unterer Abschnitt des Brustbeines eines 58 Jahre alten Mannes.
Fig. 19. - - - - - jüngeren Individuums.
Fig. 20. - - - - - ca. 30jährigen Mannes.
Fig. 21. - - - - - 39jährigen Mannes.

Gemeinsame Bezeichnungen für Figur 18—21:

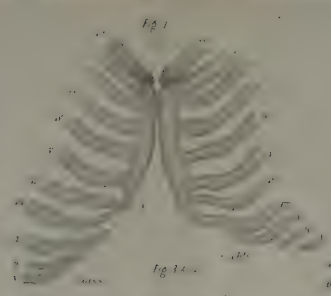
C. s. Corpus sterni;
P. e. Processus ensiformis;
I—VIII erste bis achte Rippe;
Die schraffirten Theile sind knorpeliger Natur.

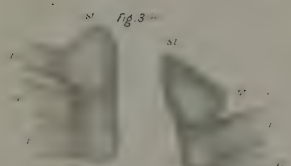
Fig. 22 u. 22[1]. Frontalschnitt durch Schlüsselbein und Brustbein eines 6 Monate alten Knaben. Medial von den Intersternoclaviculargelenken (*g*) lagert auf dem proximalen Rande des Manubrium jederseits ein aus Faserknorpel bestehendes Gebilde (*x*) auf, dessen Structur auf Fig. 22[1] ersichtlich ist.

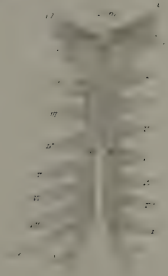


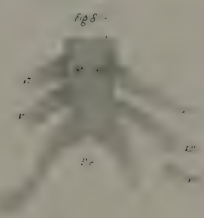


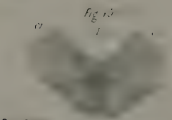
Lith. Anst. v. C. G. Roch, Leipzig.

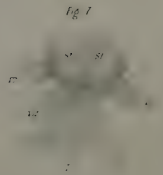


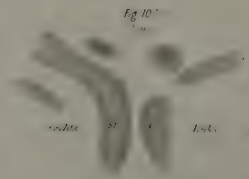


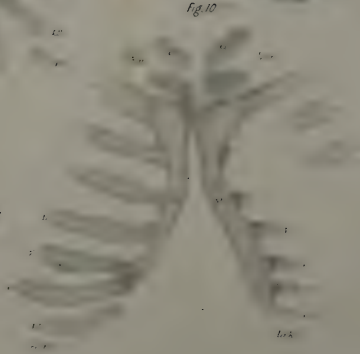




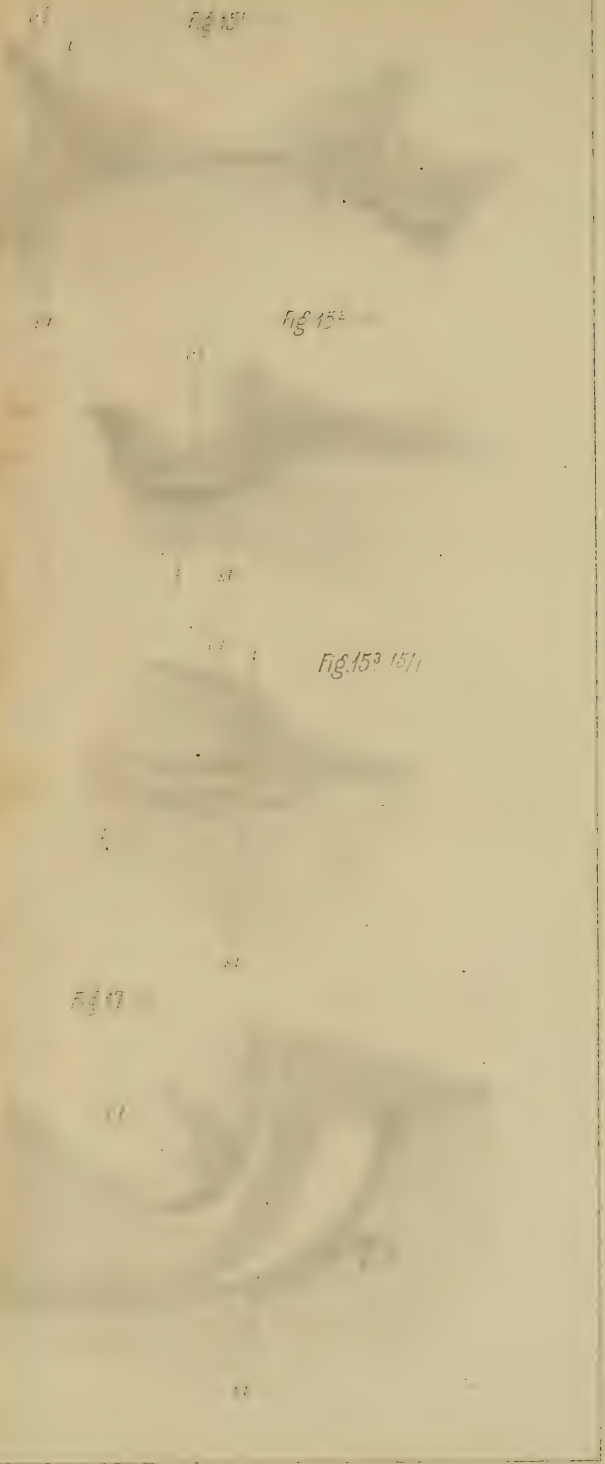








Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Fig. 18 1/2.

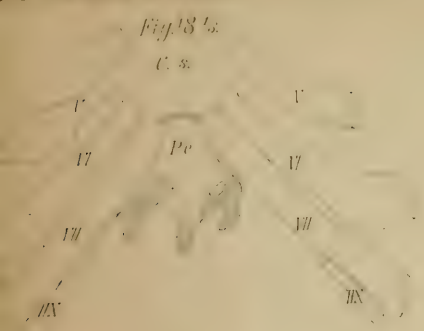


Fig. 19 1/2

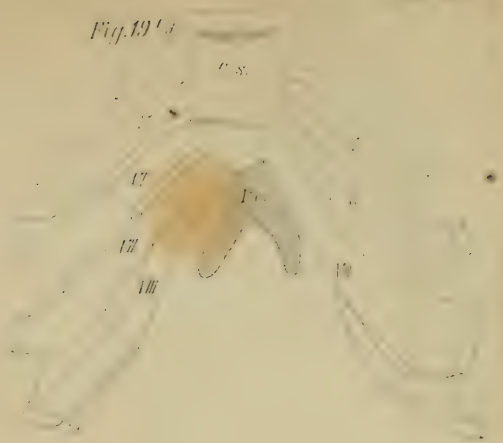


Fig. 21. 1/2.

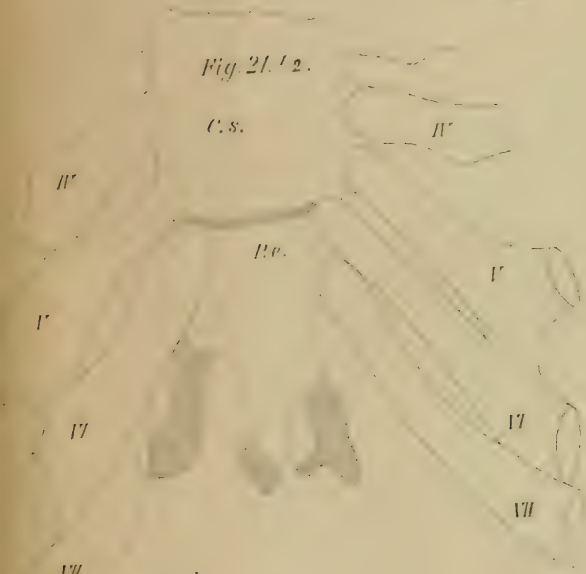


Fig. 22

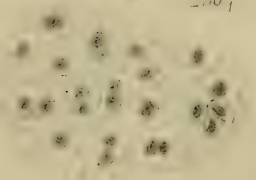


Fig. 20 1/2.

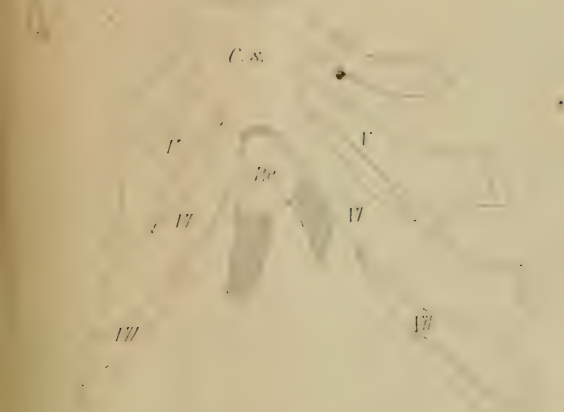


Fig. 23.

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren.

Von

W. Salensky,

Prof. in Kasan.

Mit Tafel XX.

Mit den berühmten Untersuchungen von REICHERT über die Metamorphose der Visceralbogen, hauptsächlich aber durch seine Entdeckung, dass die Gehörknöchelchen sich aus den Knorpeln der Visceralbogen entwickeln, beginnt eine neue Epoche in unserer Erkenntnis der Morphologie des Schädels. In jener Arbeit »Über die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren«[1] bemerkt REICHERT Folgendes. »Kaum möchte man es glauben, so man ihren (der Gehörknöchelchen) merkwürdigen vielgeformten Bau mit der einfachen Längsform der knorpelartigen Visceralstreifen des Kopfes vergleicht, dass aus letzteren jene komplicirte Form hervorgehen könne: und dennoch ist's in der That also.« Die Bedeutung der Entwicklung der Gehörknöchelchen liegt nicht nur in der Eigenthümlichkeit derselben, sondern auch darin, dass diese Organe, welche in ihrer vollkommenen Entfaltung nur bei den Säugethieren auftreten, aus einer Anlage entstehen, die bei allen Wirbelthieren theils zu einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens, theils während des ganzen Lebens vorkommt. Da gerade der Bau der beiden ersten Visceralbogen und ihr Verhältnis zum Schädel bei verschiedenen Wirbelthierklassen mehrere bedeutende Eigenthümlichkeiten zeigt, so ist die Entdeckung einer für alle Wirbelthiere gleichen gemeinen Anlage, welche nach REICHERT in Form von knorpeligen Stäben, des ersten und des zweiten

[1] MÜLLER, Archiv 1837.

Visceralbogens, erscheint, besonders wichtig. Die Verschiedenheit im Bau der ersten Visceralbogen erklärt sich dann als eine Modifikation der Gliederung einer in dem Grundplan liegenden, einfachen stabförmigen Anlage, welche bald in Form eines Aufhängeapparates der ersten Visceralbogen, bald in Form eines im physiologischen Sinne von diesem verschiedenen Apparates, der Gehörknöchelchen, auftritt. Die Untersuchung dieser Modifikationen der beiden ersten Visceralbogen bei verschiedenen Wirbelthierklassen erhellt die Homologie eines der komplicirtesten Theile des Wirbelthierschädels.

Die Ergebnisse der Reichert'schen Untersuchungen wurden beinahe bis in die letzte Zeit von allen Seiten angenommen. Man hat anerkannt, dass aus dem ersten Visceralbogen Hammer und Amboss, aus dem zweiten der Steigbügel und der dazu gehörende Musculus stapedius entsteht. Obwohl schon vor mehr als dreißig Jahren Untersuchungen, nach welchen diese Reichert'sche Ansicht hätte geändert werden können, erschienen, so hat man dieselben doch größtentheils außer Acht gelassen und die Reichert'schen Angaben ohne Weiteres angenommen. Ich meine namentlich die Untersuchungen von Günther [1], nach denen der Steigbügel nicht aus dem zweiten, sondern aus dem ersten Visceralbogen entstehen soll. Ungeachtet dessen, dass die Günther'sche Abhandlung nur fünf Jahre nach der Reichert'schen erschien, ist die Reichert'sche Ansicht in der Embryologie so eingebürgert, dass man in allen Lehr- und Handbüchern der vergleichenden Anatomie und der Embryologie immer nur die Wiederholung der von Reichert ausgesprochenen Sätze antrifft. So erwähnt z. B. Kölliker die Günther'schen Untersuchungen in der ersten Auflage seiner bekannten Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere nicht und sagt: »so auffallend diese Entwicklung des so sonderbar geformten Stapes aus einem Kiemenbogen auch sein mag, so kann doch nach den Mittheilungen von Reichert und Rathke nicht der geringste Zweifel darüber bestehen, dass derselbe wirklich in dieser Weise sich bildet.

Dessgleichen treffen wir dieselbe Meinung bis in die neueste Zeit in allen bekannten Handbüchern über die vergleichende Anatomie.

Die Untersuchungen der neuesten Beobachter, namentlich von Parker und Gruber, haben die Richtigkeit der Reichert'schen

[1] Günther, Beob. über die Entw. des Gehörorgans. Leipzig, 1842, p. 41 bis 43.

Angaben über die Entwicklung der Gehörknöchelchen erschüttert. Es sind namentlich der Amboss und der Steigbügel, deren Entstehung im Reichert'schen Sinne hauptsächlich von den neueren Embryologen bestritten wurde.

Dass es der Steigbügel ist, dessen Abstammung hauptsächlich den Zankapfel bildete, erklärt sich aus dem Umstande, dass dieses Gehörknöchelchen seiner tieferen Lagerung halber in den ersten Entwicklungsstadien der Untersuchung weniger leicht zugänglich ist, als die beiden übrigen. Das Studium der Entwicklung des Steigbügels erfordert manche Manipulationen, welche für die beiden übrigen Gehörknöchelchen gar nicht nöthig sind. Es genügt hier die einfache Präparation des Meckel'schen oder Reichert'schen Knorpels nicht, sondern die ersten Entwicklungsstadien dieses wichtigen Knöchelchens können nur auf einer Reihe von Querschnitten studirt werden. Reichert[1] hat in Bezug auf die Entwicklung des Operculum der Amphibien bewiesen, dass dieses Knöchelchen, welches allgemein für das Homologon des Stapes gehalten ist, nicht aus dem zweiten Kiemenbogen, sondern aus der Labyrinthwand sich entwickelt. Dieselbe Entstehung wurde später von Semmer und Parker bestätigt.

Später hat Parker eine solche Entstehungsweise auch für den Stapes angenommen und zu beweisen versucht, dass der Steigbügel ebenfalls, wie die Columella, aus der äußeren Labyrinthwand entsteht. Außerdem hat er behauptet, dass der Amboss, welcher von Reichert als ein Derivat des ersten Kiemenbogens betrachtet wurde, aus dem zweiten Kiemenbogen sich bildet. Dieselbe Ansicht hat früher auch Huxley[2] und zwar auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen aufgestellt. Nach dem von Huxley konstruirten Schema soll der zweite Kiemenbogen aller Wirbelthiere aus zwei Theilen bestehen: einem proximalen, welchen er als supracolumellares resp. suprastapediales Stück bezeichnet und einem distalen, welcher dem Stylohyal resp. dem Griffelfortsatz der Säugethiere entspricht. Das supracolumellare Stück verwandelt sich bei den Säugethieren in den Amboss; das letztere stellt einen dem Hyomandibulare der Fische homologen Theil dar.

Die weitläufigen Untersuchungen von Parker beziehen sich auf alle Klassen des Wirbelthiertypus und sind um so mehr wichtig, als

[1] Vergl. Entwicklung des Kopfes der nackten Amphibien.

[2] Huxley, Handbuch der Anatomie der Wirbelth. übers. von Fr. Ratzel pag. 73—74.

sie uns den Grund für die Homologie der einzelnen Knochen des ersten und des zweiten Visceralbogen geben. So weit die Untersuchungen dieses Forschers die Bildung des Stapes und Ambosses betreffen, so will ich im Folgenden die Hauptergebnisse derselben anführen. Die Bildung des Hammers erwähne ich desshalb nicht, da alle Forscher in dieser Beziehung einverstanden sind und in ihrer Ansicht von der Reichert'schen Untersuchung gar nicht abweichen. Die Bildung des Stapes steht sowohl nach Parker wie nach Gruber in einem gewissen Zusammenhange mit der Bildung der Fenestra ovalis. Die letztere entsteht (beim Axolotl) in Form einer Spalte mit irregulärem Rande, welche zuerst auf der unteren Seite des Gehörknorpels liegt und später eine seitliche Lage annimmt. Der Knorpel, welcher an der vorderen und inneren Seite dieser Spalte liegt, wächst später in Form eines kleinen Plättchens aus, steht mit dem Knorpel der Gehörkapseln im Zusammenhang und liegt der Spalte auf. In späteren Entwicklungsstadien trennt sich dieser Knorpel von seiner Unterlage resp. von den Wänden der Kapsel ab und stellt nun die Anlage des Stapes dar (Parker et Bettany pag. 103 u. 108). Bei den Fröschen geht die Entwicklung in einer etwas abweichendern Weise als beim Axolotl vor sich. Die Fenestra ovalis entsteht ebenfalls in Form eines Schlitzes, wie beim Axolotl, welche gerade in der Projektion des horizontalen halbcirkelförmigen Kanals liegt und von demjenigen des Axolotls sich dadurch unterscheidet, dass er mit zartem indifferenten Zellgewebe ausgefüllt ist. Dieses Gewebe giebt dann das Material zur Bildung des Stapes resp. Operculum, da dieses letztere durch die Verknorpelung des erwähnten Gewebes entsteht. Die Columella bildet sich unabhängig vom Operculum aus einem Gewebe, welches zuerst in Form eines Stranges vom Operculum nach vorn und außen hinter den sog. otischen Fortsatz und nach unten vom Nervus facialis geht. Später chondrificirt dieses Gewebe und erscheint in Form einer Säule, welche mit dem Operculum im Zusammenhange steht (pag. 143 und 161).

Die Entwicklung des Stapes der Säugethiere geschieht nach Parker im Wesentlichen in derselben Weise wie die des Operculum der nackten Amphibien; er erscheint zuerst in Form eines lappenförmigen Fortsatzes der äußeren Wand der Gehörkapsel, welcher später von dieser letzteren sich abtrennt und in die Fenestra ovalis gelangt. Auf seiner äußeren Oberfläche bekommt dieser Fortsatz zwei kleine Tuberkeln, welche in einem folgenden Stadium durch eine Knorpel-

brücke sich vereinigen. Die Anlage des Steigbügels nimmt dadurch eine definitive Gestalt an.

Die Entwicklung des Ambosses geht nach Parker einfach durch Abgliederung des proximalen Endes des zweiten Visceralbogens vor sich (pag. 277). Das abgetrennte, gebogene Ende dieses Bogens verwandelt sich in den Amboss und bekommt allmählich die Form dieses Knöchelchens; der übrig gebliebene Theil bleibt als Hyoideum und artikulirt einerseits mit dem Tegmen tympani, andererseits verbindet er sich mit der Gehörkapsel.

Die Untersuchungen von Gruber stimmen mit denen von Parker im Wesentlichen vollkommen überein. Nach den Angaben dieses Forschers soll der Stapes, wie es auch Parker annimmt, nicht aus dem zweiten Visceralbogen, sondern aus der Labyrinthblase resp. aus der Grundsubstanz des Kopfwirbels, aus welchem das Gehäuse des Labyrinthes hervorgeht, sich bilden. Die Differenzirung und Abtrennung des Steigbügels aus dem Gehörknorpel führt die Bildung einer Öffnung, welche nichts Anderes als die Fenestra ovalis sein muss, nach sich. In seiner zweiten Auflage der »Entwicklungsgeschichte des Menschen« unterwirft Kölliker die eben angeführten Untersuchungen von Parker und Gruber einer Kritik, giebt seinerseits aber keine neuen Beobachtungen. Weiter bemerkt er, dass er bis jetzt kein Stadium gefunden hat, in dem Labyrinth und Steigbügel im Knorpelzustande Eins gewesen wären, stellt aber nicht die Möglichkeit in Abrede, dass diese Theile in der ersten, weichen Anlage zusammenhängendes Gebilde sein können. Kölliker ist es auch nicht geglückt die Reichert'sche Ansicht über die Bildung des Steigbügels zu bestätigen. Er behauptet, dass die Verbindung des knorpeligen Steigbügels mit dem Reichert'schen Knorpel nicht einmal durch Bandmasse statt hat, wenn auch Steigbügel und oberes Ende des Reichert'schen Knorpels sich sehr nahe liegen.

Meine eigenen Beobachtungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen erstrecken sich bis jetzt nur auf die Säugethiere, doch hoffe ich in der nächsten Zeit auch andere Wirbelthierklassen in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen. Ich will auch die allgemeinen Betrachtungen über die Morphologie der Gehörknöchelchen in Bezug auf andere Theile des Wirbelthierskeletts bis zu der Zeit aufschieben, da meine Untersuchungen an möglichst vielen Repräsentanten des Wirbelthiertypus abgeschlossen sind. Hier seien nur die

Resultate an Schaf- und Schweinsembryonen unternommener Untersuchungen mitgetheilt.

Da ich von den ersteren eine ziemlich vollständige Serie aus verschiedenen Entwicklungsstadien zu erlangen im Stande war, so beziehen sich die Resultate auch hauptsächlich auf dieselben.

Meine Untersuchungsmethode bestand in der Präparirung konservirter Embryonen und in der Anfertigung von Querschnitten aus verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Entwicklung des Hammers und des Ambosses könnte ganz gut an präparirten Embryonen studirt werden; die Präparation allein genügt aber nicht für die Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien des Stapes, da letzterer vom Anfang an nach innen vom MECKEL'schen und vom REICHERT'schen Knorpel und der knorpeligen Gehörkapsel ganz nahe liegt, so dass die Anlage desselben bei der Präparation sehr leicht abgerissen werden kann. Desswegen griff ich zur Querschnittsmethode, welche auch in diesem Falle ein vollkommen befriedigendes Resultat ergab.

Die Embryonen werden in Chromsäure oder in MÜLLER'scher Flüssigkeit gehärtet und nach 4—5 Tagen in Spiritus übertragen. Die citronengelbe Lösung der Chromsäure stellt für das Studium der knorpeligen Theile ein ausgezeichnetes Erhärtungsmittel dar und zwar nicht nur desswegen, dass in der Chromsäure die Präparate viel besser gehärtet werden, als in der MÜLLER'schen Flüssigkeit, sondern auch desshalb, dass die knorpeligen Theile der durch Chromsäure erhärteten Präparate ziemlich intensiv roth gefärbt erscheinen, während die anliegenden Organe ihre Farbe mehr oder weniger behalten. Dadurch kann man in ziemlich jungen Entwicklungsstadien, wo die Knorpel der Visceralbogen noch ziemlich dünn sind, diese schon mit bloßem Auge ganz gut unterscheiden, was natürlich die Präparation in hohem Grade erleichtert.

Als Färbungsmittel habe ich Pikrokarmin und Hämatoxylinlösungen gebraucht.

Die jüngsten von mir beobachteten Schafembryonen sind $1^1/_2$ cm lang und besitzen noch keine Spur von Knorpel in den Visceralbogen, wie um das häutige Labyrinth. Bei solchen hat natürlich die Bildung der Gehörknöchelchen noch gar nicht begonnen: wenigstens fand ich weder an Querschnitten noch bei der Präparation irgend welche Theile vor, die als die Anlagen der Gehörknöchelchen hätten gelten können. Die erste Anlage des MECKEL'schen Knorpels so wie der Gehörknöchelchen erscheint bei der Chondrifikation der Visceralbogen, und desswegen kann ich die von KÖLLIKER hervorgehobene Möglichkeit einer Verbindung des Labyrinths mit dem Steigbügel zu der Zeit da diese beiden Theile noch in Form von weicheren Anlagen existiren, vollkommen in Abrede stellen. Die Chondrifikation der Gehörkapsel geht ziemlich gleichzeitig mit der Bildung des Knorpels in den Visceralbogen vor sich und es giebt keine Ent-

wicklungsperiode, in welcher diese Theile in Form von differenzirten weichen Anlagen vorhanden wären.

Die Untersuchung solcher Embryonen, bei welchen die Verknorpelung resp. die Bildung der Gehörkapseln noch nicht begonnen hat, erscheint für die Beurtheilung der Entwicklung der Gehörknöchelchen von besonderer Bedeutung, weil man aus einer Reihe von Querschnitten solcher Embryonen leicht über die topographische Lage derjenigen Organe sich orientiren kann, welche in gewissem Verhältnis zur Bildung der Gehörknöchelchen stehen. Die einmal über diese Lage gewonnene Orientirung bietet festen Grund für die Untersuchung der folgenden Stadien und ferner für die genaue Bestimmung des Ortes und der Stelle, an welcher die Anlage der Gehörknöchelchen erscheint. Desshalb sei der Beschreibung der ersten Entwicklungsstadien die Betrachtung von Querschnitten der $1^1/_2$ cm langen Embryonen vorausgeschickt.

Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch den Kopf und die Gegend der ersten Visceralbogen eines solchen Embryo vor. Für unsere Zwecke ist das Gehörlabyrinth mit den anliegenden Theilen besonders wichtig. Dasselbe ist noch sehr wenig entwickelt.

Im Labyrinth kann man schon zwei Haupttheile unterscheiden: den vorderen, welcher in Form eines Fortsatzes nach vorn zum Wirbeltheil des Schädels sich begiebt und die Anlage der Cochlea resp. den Canalis cochlearis (Fig. 1 *Coch*) darstellt, und einen hinteren, in welchem man die Anlage des Utriculus (Fig. 1 *Ut*) mit den dazugehörenden Theilen — den halbcirkelförmigen Kanälen und den Recessus labyrinthi — erkennt. Die beiden Theile sind von einander durch eine kleine Verengerung (Fig. 1 *) getrennt. Ich hebe diesen letzteren Verbindungstheil des Utriculus und des Canalis cochlearis besonders hervor, da derselbe gerade für unseren Gegenstand die interessanteste Stelle des Querschnitts darstellt, weil hier die Bildung des Stapes vor sich geht.

Nach außen von dem Labyrinthe in einer Lage von embryonaler Bindesubstanz, welche später zur Gehörkapsel wird, liegt der Querschnitt des N. facialis (Fig. 1 *Nf*), welcher nach seinem Austritt aus der Schädelhöhle zuerst eine longitudinale Richtung hat und weiter in den maxillaren Theil des ersten Visceralbogens übergeht. Der Schnitt ist durch den hinteren Theil des Facialis, d. h. senkrecht zu seiner Längsachse geführt, der Nerv erscheint desswegen in Form einer Scheibe. Hinter dem Facialis liegt ein Blutgefäß, in welchem man bald die Carotis interna erkennt (Fig. 1 *Cr'*, welche

bei der Bildung des Stapes eine nicht unbedeutende Rolle spielt. Dieselbe ist in diesem Stadium sehr groß, und entsendet nach vorn in den Mandibularfortsatz einen Ast, welchen wir als Arteria mandibularis (Fig. 1 *Am*) bezeichnen können. Wie es scheint stellt derselbe einen embryonalen Ast dar, weil im definitiven Zustande es die Carotis externa ist, welche den Oberkiefer und anliegende Theile versorgt, während die Carotis interna als Cerebralarterie auftritt. — Für eine provisorische Bedeutung dieses Arterienzweiges spricht noch eine allmähliche Abnahme des Umfanges des beschriebenen Zweiges der Carotis, welche man in den spätern Entwicklungsstadien wahrnimmt.

Die Verknorpelung der Ohrkapsel und das Auftreten des Knorpels in den Visceralbogen geht ziemlich gleichzeitig vor sich. Die knorpelige Ohrkapsel entspricht im Allgemeinen den Umrissen des von ihr umschlossenen häutigen Labyrinthes. Sie kann ebenfalls sehr leicht in zwei Theile geschieden werden, von denen der hintere den Utriculus mit den sich entwickelnden halbcirkelförmigen Kanälen, der vordere den Canalis cochlearis einschließt. Die Verknorpelung des ersteren geschieht etwas früher, als die des letzteren. Den Unterschied in der Verknorpelungsstufe beider Theile kann man an den gefärbten Präparaten sehr leicht bemerken. In den jüngeren Entwicklungsstadien erscheint der Knorpel in Form von dunkleren, nicht scharf abgegrenzten Stellen in der Masse der embryonalen Bindesubstanz, während in den späteren Stadien er viel heller ist und seine Grenzen von einem dunkleren Streifen umschrieben sind. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens des jungen und alten Knorpels besteht darin, dass die Verwandlung der embryonalen Bindesubstanz 1) durch die Anhäufung der Zellen und 2) in der Entwicklung einer hyalinen Zwischensubstanz zwischen denselben bedingt ist. Die letztere färbt sich mit Hämatoxylin nur sehr wenig, während das Protoplasma der Zellen im Gegentheil eine große Färbungsfähigkeit besitzt. In Folge dessen zeichnen sich die Verknorpelungszellen der Bindesubstanz in denjenigen Stadien, in welchen der Verknorpelungsprocess nur etwa angefangen hat und das bezügliche Gewebe nur aus Zellenhaufen besteht, in der übrigen Masse der Bindesubstanz als dunklere Stellen aus, während sie in späteren Stadien, in welchen eine große Menge der Intercellularsubstanz gebildet ist, heller als die umgebende Masse erscheinen. Die dunkleren Contouren des Knorpels späterer Stadien bezeichnen die Anlage des Perichondriums, welches ebenfalls zuerst durch An-

häufung der Bindesubstanzzellen, und durch eine eigenthümliche Schichtung derselben gebildet wird. Bei $2^3/_4$ cm langen Schafembryonen ist der hintere Theil der Ohrkapsel schon gebildet und erscheint in Form einer hellen, ziemlich scharf von den übrigen Theilen abgegrenzten Umhüllung des Utriculus und der Bogenkanäle; während der vordere Theil noch nicht so scharf umschrieben ist. Im Querschnitt hat der hintere Theil die Form eines Dreieckes, welches mit seiner Basis nach außen, mit seiner Spitze nach innen dem Gehirn zu gerichtet ist. Diese Form entspricht vollkommen den allgemeinen architektonischen Verhältnissen des häutigen Labyrinthes und ist für das weitere Wachsthum des letzteren innerhalb der verhältnismäßig festen knorpeligen Schale am meisten zweckmäßig. In der dreieckigen Kapsel befindet sich der Utriculus, welcher nach hinten einen ziemlich starken blindgeschlossenen Fortsatz — den Recessus labyrinthi (Fig. 10 *Rl*) abschickt. Die beiden Seiten des Dreiecks entsprechen den beiden vertikalen Bogenkanälen: dem vorderen und hinteren Kanal (Fig. 10 Cs_a, Cs_p), welche vollkommen parallel dem Rande der Ohrkapsel verlaufen. Der vordere Bogenkanal richtet sich nach seinem Austritt aus dem Utriculus nach vorn hin und verläuft anfänglich in einer horizontalen Ebene, bis er weiter nach aufwärts zur Vereinigung mit dem hinteren Bogenkanal gelangt.

Der horizontale untere Theil des vorderen Bogenkanals beschreibt einen Bogen, welcher dem N. facialis vollkommen parallel ist und denselben von einer Seite (der hinteren) umgiebt (Fig. 10 *Cse*). Ganz dem Verlaufe des vorderen Bogenganges entsprechend bildet sich an der Vorderfläche der Ohrkapsel eine Rinne (Fig. 10 *Fr*), in welcher der N. facialis mit seinem hinteren Theile liegt. An Querschnitten erscheint der N. facialis wie in einer Nische eingeschlossen. Diese Rinne scheidet die Ohrkapsel in einen vorderen (utricularen) und hinteren (cochlearen) Theil. Der äußere Rand dieser Facialisrinne, wie dieselbe genannt werden kann, bildet nach vorn einen Vorsprung (*Vsp*), welcher zur Verbindung der Ohrkapsel mit den Knorpeln der Visceralbogen dient.

Nachdem wir die topographischen Verhältnisse der Ohrkapsel und der umliegenden Gebilde kennen gelernt, gehen wir zur Untersuchung der Entwicklung der Gehörknöchelchen über. Dieselbe kann, wie oben gesagt, auf den Querschnitten, so wie an den präparirten Embryonen untersucht werden und zwar giebt die Präparirmethode des

ganzen Knorpels für die Untersuchung der Entwicklung von Hammer und Amboss viel bessere Resultate als die Querschnittsmethode. Meine Beschreibung will ich desshalb in zwei Theile sondern: im ersteren werde ich die Entwicklung des Hammers und des Ambosses, so weit diese bei der Präparirung verfolgt werden kann, schildern, im zweiten gebe ich die Beschreibung der Querschnitte, an denen die verschiedenen Entwicklungsstadien des Stapes zu beobachten sind.

Das Präpariren der Knorpel bei den kleinen Embryonen, bei welchen die Verknorpelung noch nicht ganz vollendet ist, stellt eine ziemlich schwierige Manipulation dar. Selbst an den gefärbten Präparaten treten die Grenzen der Knorpel nicht sehr scharf hervor, und das die Knorpel umhüllende embryonale Bindegewebe kann nicht vollkommen entfernt werden.

1) Entwicklung des Hammers und des Ambosses.

In den von mir untersuchten Stadien (2 cm langen Schafembryonen) stellen die beiden Knorpel des ersten und des zweiten Visceralbogens zwei knorpelige Stäbe dar (Fig. 2), von denen einer von oben, der andere von unten die erste Visceralspalte resp. die äußere Öffnung des Ohres begrenzt. Die beiden Visceralknorpel biegen sich um die Visceralspalte herum und befestigen sich an der knorpeligen Ohrkapsel, da wo deren hinterer (utricularer) Theil in Form eines Vorsprungs nach vorn auswächst. Was die Form der beiden Knorpel betrifft, so stellen die beiden cylindrische Stäbe dar und unterscheiden sich nur durch die Art der Krümmung von einander. Der erste Visceralbogen ist in seinem hinteren Theile nach oben, der zweite Bogen nach unten gekrümmt. Die hinteren Enden der beiden Bogen sind etwas abgerundet und mit einander durch embryonales Bindegewebe verbunden.

Die ersten Spuren der Gliederung des ersten Visceralbogens trifft man schon bei den 2,4 cm langen Embryonen (Fig. 3) an. Die Veränderungen im ersten Visceralbogen erweisen sich erstens in der Verdickung und in der Krümmung des proximalen Endes desselben und zweitens in der Bildung von zwei Einschnitten, welche die Grenzen verschiedener Theile des künftigen Malleus und Incus bezeichnen. Durch diese beiden Furchen theilt sich der proximale Abschnitt des ersten Visceralbogens in drei Theile, von denen der hintere (Fig. 3 *In*, *II*) durch eine Art Ligamentum mit dem entsprechenden Theil des REICHERT'schen Knorpels verbunden ist, der

vordere (Fig. 3 *V*) sich unmittelbar in den MECKEL'schen Knorpel fortsetzt und der mittlere (Fig. 3 *M*) Theil durch die beiden Furchen von vorn und hinten begrenzt ist.

Die vollständige Abtrennung beider im früheren Stadium angedeuteten Gehörknöchelchen lässt nicht lange auf sich warten. Schon bei Embryonen von 2,7 cm finden wir den MECKEL'schen Knorpel in 2 Theile gesondert (Fig. 4). Die Trennungsebene lässt sich durch einige topographische Verhältnisse und namentlich durch die Anheftungsstelle des proximalen Endes des REICHERT'schen Knorpels ziemlich leicht bestimmen.

Das letztere ist (namentlich) in den ersten Entwicklungsstadien (Fig. 2) durch weiche bindegewebige Bandmasse am hinteren Ende des MECKEL'schen Knorpels befestigt (Fig. 2 und 3). In späteren Stadien vereinigen sich die beiden Knorpelbogen (REICHERT'scher und MECKEL'scher Knorpel) am unteren Ende des Processus longus des Ambosses, und zwar an der Stelle, an welcher jener mit dem Steigbügel artikulirt. Wenn wir uns über diesen Befestigungspunkt orientiren, so müssen wir annehmen, dass die Theilung gerade durch die hintere von den früher beschriebenen Furchen vor sich gehen muss. Diese Stelle, in der Abbildung durch * bezeichnet, ist schon in früherem Stadium die dünnste. Die Anlage des Ambosses stellt somit in den früheren Stadien, da sie noch mit dem MECKEL'schen Knorpel kontinuirlich verbunden ist, eine dreieckige Platte vor, in welcher wir nur den Processus longus und einen Theil des Corpus incudis erkennen können. Nach der Abtrennung hat sie aber schon die Anlage des Processus brevis, welche in horizontaler Richtung vom Corpus abgeht und an der Ohrkapsel sich befestigt. Da ich ein Zwischenstadium zwischen Fig. 3 und 4 zu beobachten nicht Gelegenheit hatte, so kann ich über die Herkunft des kurzen Fortsatzes des Incus mich nur vermuthungsweise aussprechen. Er bildet sich wahrscheinlich durch Auswachsen der primitiven Anlage nach hinten. Die Form des Ambosses im Stadium Fig. 4 (*Amb*) ist ziemlich schwer zu beschreiben; sie ist besser durch die angegebene Abbildung ersichtlich. Im Ganzen ist sie viel einfacher als in den späteren Stadien. Die dem vorderen Theile des MECKEL'schen Knorpels zugewendete und demselben eingelenkte Fläche des Ambosses ist jetzt abgerundet und durch eine Bindegewebsmasse mit der Anlage des Hammers verbunden. Später (Fig. 5 ist diese Gelenkfläche mehr komplicirt.

Der nach der Abtrennung des Ambosses noch gebliebene Theil

des Meckel'schen Knorpels stellt die Anlage des Hammers und des Meckel'schen Knorpels (*s. str*) dar.

Der Hammer bildet sich aus dem verdickten hinteren Theile des im Stadium Fig. 4 schon etwas veränderten Meckel'schen Knorpels. Die mittlere Verdickung des Meckel'schen Knorpels wächst jetzt etwas nach unten zu, rundet sich ab und stellt nun eigentlich die Anlage des Capitulum (Fig. 4 *Ml*) und des Manubrium mallei dar. Sie ist jetzt durch eine schmale und ziemlich tiefe Furche von der vorderen Verdickung (Fig. 4 *V*) getrennt. Wie es scheint, spielt diese letztere bei der Bildung des Hammers keine Rolle und tritt schon im Stadium Fig. 4 viel weniger hervor als es früher der Fall war. Später wird dieselbe vollkommen ausgeglichen. — Die Veränderungen in den Anlagen beider Gehörknöchelchen gehen sehr rasch vor sich. Bei den 3 cm langen Embryonen treffen wir schon bedeutende Fortschritte in der Ausbildung des Hammers so wie des Ambosses an. Zunächst ist zu bemerken, dass die Gelenkflächen beider Gehörknöchelchen in Folge der Bildung von Gelenkfortsätzen und ihnen entsprechenden Vertiefungen bedeutend komplicirter geworden sind. Vom Körper des Ambosses wächst jetzt ein kleiner abgerundeter Fortsatz nach vorn zu, in Folge dessen sich an der Gelenkfläche der Hammeranlage eine entsprechende Vertiefung bildet, welche jenen Fortsatz aufnimmt. Weiter muss erwähnt werden, dass beide Fortsätze des Ambosses (Processus longus und Processus brevis) in Folge des größeren Wachsthums des ersteren in ihrer Größe ziemlich differiren. Der lange Fortsatz bietet noch wichtige formale Veränderungen dar. Er krümmt sich nach innen zur Anlage des Steigbügels und tritt mit letzterem schon bei 3 cm langen Schafembryonen in Verbindung. Sein hinteres Ende, welches ein Gelenk mit dem Steigbügel bildet, ist dabei etwas verdickt. In Fig. 5, welche den ganzen Apparat der Gehörknöchelchen von der Innenfläche darstellt, sieht man die Form des langen Fortsatzes nicht ganz deutlich, dieselbe ist viel besser an dem herauspräparirten Amboss und Steigbügel zu beobachten, wie es in Fig. 8 dargestellt ist.

Den Veränderungen des Ambosses entsprechend ändert sich auch die Form des Hammers. Seine vordere Fläche wird ausgehöhlt (Fig. 5); oberhalb und unterhalb dieser Aushöhlung wächst die Gelenkfläche buckelförmig in die Höhe, wodurch eine viel innigere Gelenkverbindung zwischen Hammer und Amboss zu Stande kommt. Der im Stadium Fig. 4 buckelförmig nach unten hervorspringende Theil des Hammers wächst jetzt bedeutend aus und wird dabei vorn

hakenförmig gekrümmt und an seinem vorderen Ende zugespitzt. Es ist die Anlage des Manubrium mallei.

In dem zuletzt betrachteten Entwicklungsstadium sind schon beinahe alle Theile (außer den beiden Fortsätzen des Hammers) der beiden Gehörknöchelchen hervorgetreten und die weitere Entwicklung (Fig. 6 u. Fig. 7) besteht nun in der definitiven Ausbildung derselben. Bei den 4 cm langen Schafembryonen bestehen die weiteren Veränderungen des Hammers in dem Auswachsen des Manubriums, welches noch mehr sich nach vorn biegt und jetzt (Fig. 6) schon parallel dem MECKEL'schen Korpel nach vorn wächst.

Bei den 8 cm langen Embryonen (Fig. 7) ist dieses Wachsthum noch mehr fortgeschritten. Das Manubrium mallei (Fig. 7 *Ml*) stellt nun einen bedeutend langen aber viel dünner gewordenen Fortsatz, an welchem schon die ersten Zeichen des Ossifikationsprocesses bemerkbar werden, dar. Das Auswachsen des Ambosses (Fig. 7 *Ie*) geht dem des Hammers ziemlich entsprechend vor sich. Die Form desselben wird aber dabei sehr wenig verändert. Die ersten Spuren von Ossifikation treten im Ambosse bei den 12 cm langen Embryonen auf.

Damit können wir unsere Beschreibung der Entwicklung beider äußeren Gehörknöchelchen beschließen und als Endresultat derselben Folgendes hervorheben: 1) Bei der Bildung des Hammers und Ambosses nimmt allein der erste Schlundbogen resp. der MECKEL'sche Knorpel Theil; der zweite Bogen resp. der REICHERT'sche Knorpel, im Gegensatz zu der Behauptung von PARKER, spielt hierbei gar keine Rolle. 2) Schon in ziemlich frühem Entwicklungsstadium trennt sich von dem ersten Knorpelbogen ein hinterer Theil ab und stellt die Anlage des Ambosses dar, während der übrig gebliebene vordere Theil zur Anlage des Hammers nebst MECKEL'schem Knorpel (*s.str*) wird.

2) Die Entwicklung des Steigbügels.

Da der Steigbügel während der embryonalen Entwicklung genau eben so tief eingelagert ist, wie im definitiven Zustande und da er vom Bindegewebe vollkommen umhüllt ist, so kann man die ersten Entwicklungsstadien desselben nicht durch Präparation darstellen, sondern muss sich zur Schnittmethode wenden. Ich habe schon oben zur Orientirung bei Untersuchung der Entwicklung dieses Gehörknöchelchens die Beschreibung der topographischen Lage

verschiedener Organe, welche in irgend welchem Verhältnis zu demselben stehen, gegeben. Jetzt können wir unsere Darstellung mit dem jüngsten Entwicklungsstadium, in welchem die erste Anlage des Steigbügels auftritt, beginnen. Dieselbe trifft man bei den $2^3/_4$ cm langen Embryonen, und Fig. 10 u. 10 *A* stellen die Querschnitte durch den Kopf eines solchen Embryo dar.

Der Querschnitt ist nicht genau perpendikulär zur Querachse geführt, so dass die rechte Seite etwas höher als die linke ist, was durch die Form des Labyrinthes und des Steigbügels leicht ersichtlich sein wird. Auf der rechten Seite des Querschnittes sieht man die ganze Anlage des Steigbügels, während auf der linken nur ein Theil desselben und zwar der untere dargestellt ist. Die Anlage erscheint in Form eines Zellhaufens, welcher am hinteren Theile des Kopfes und in der Nähe des oben erwähnten Vorsprungs der Ohrkapsel gelagert ist (Fig. 10 *Stp*). In der Mitte des Zellhaufens bemerkt man schon bei schwacher Vergrößerung ein Loch, welches schon seiner Lage nach nichts Anderes als ein Querschnitt des früher erwähnten mandibularen Astes der Carotis darstellen kann. Bei der Einstellung stärkerer Vergrößerungen kann man sich an gut gelungenen Querschnitten überzeugen, dass es in der That so ist. Die Anlage des Steigbügels tritt in Form eines Zellhaufens an den Ast der Carotis interna, welchen wir mit dem Namen Arter. mandibularis bezeichnet haben, auf.

In den folgenden Entwicklungsstadien können wir uns überzeugen, dass das Loch, welches in der Anlage des Steigbügels in Folge des Durchgehens der Arteria mandibularis vorhanden ist, die Öffnung des Steigbügels darstellt. In Folge des Durchlöcherns des Zellhaufens, welcher die Anlage des Steigbügels darstellt, hat derselbe die Form eines unregelmäßigen Ringes, welcher aus zwei ungleichen Halbringen besteht. Der vordere, d. h. zur Mundhöhle gerichtete Theil des Ringes ist dicker als der hintere, welcher dem N. facialis anliegt. Da die beiden Halbringe die Anlagen für beide Schenkel des Steigbügels darstellen, so können wir sagen, dass in dem früheren Zustande des Steigbügels seine Schenkel ungleich sind (Fig. 10 *A*).

Nach außen resp. zur Seite des Kopfes ist die Anlage des Steigbügels abgerundet und liegt dort dem hinteren Theil des Meckel-schen Knorpels an. Es ist namentlich die Anlage des Processus longus incudis, welche, wie wir oben sahen, zu dieser Zeit das hintere nach unten gebogene Ende des Meckel'schen Knorpels darstellt

und schon zu dieser Zeit in nächster Beziehung zur Anlage des Steigbügels steht.

Es ist mir leider nicht gelungen aus dem beschriebenen Stadium so feine Schnitte zu erhalten, dass ich die Art. mandibularis in ihrem ganzen Verlaufe hätte verfolgen können. Da ich aber in diesem Stadium die beiden Öffnungen derselben: diejenige namentlich, welche in der Stapesanlage liegt und diejenige, welche in den Querschnitten durch den Gaumen erscheint und da ich weiter in dem nächsten Stadium die Art. maxillaris auf ihrem ganzen Verlauf bis zum Eintritt in den Gaumen zu verfolgen im Stande war, so kann ich mit vollem Recht sagen, dass die Verhältnisse im Stadium Fig. 10 dieselben wie im Stadium Fig. 11 bleiben. Dieser Carotisast richtet sich nach seinem Ausgange aus der Stapesanlage nach vorn hin und verläuft im Innern der Gaumenplatte. — Im nächsten Stadium, welches von 3 cm langen Embryonen entnommen ist (Fig. 11 und 11 *A*), treten die Contouren der Steigbügelanlage viel deutlicher hervor. Der Steigbügel erscheint im Querschnitte als eine trapezoide Knorpelplatte, welche sich von allen Seiten vom umliegenden Bindegewebe abtrennt und mit dem N. facialis nur in einem seinem hinteren Schenkel entsprechenden Punkte in Berührung bleibt.

Die Steigbügelplatte ist wie früher von dem Gefäß (Art. mandibularis) durchfädelt, steht aber zu demselben nicht senkrecht, sondern etwas schief (Fig. 11, 11 *A*, *Stp*) und nimmt eine mehr horizontale Lage an. In Folge einer solchen Lage ist das Verhältnis beider Schenkel zur Art. mandibularis ein verschiedenes. Während der hintere Schenkel oberhalb des Gefäßes liegt und dasselbe gar nicht berührt, stellt der vordere Schenkel ein Bett dar, in welchem die Art. mandibularis nach vorn läuft. Diese Verschiedenheit in den Verhältnissen beider Schenkel zur Arteria mandibularis scheint auch die Form beider Schenkel bedeutend zu beeinflussen. Der vordere Schenkel ist rinnenförmig ausgehöhlt und die Form dieser Rinne entspricht vollkommen der Form des Gefäßes, was aus der beigefügten Abbildung deutlich zu ersehen ist. Ich werde weiter unten auf die Wichtigkeit dieses Verhaltens der Form des äußeren Schenkels in Bezug auf das Gefäß aufmerksam machen, jetzt will ich nur hinzufügen, dass diese Verhältnisse vorübergehend sind. In etwas späteren Stadien trifft man noch an Querschnitten eine rinnenförmig ausgehöhlte Stapesplatte, und dieser Zustand scheint nur so lange zu bestehen, als jene Art. mandibularis noch vorkommt. Mit der Atrophie des Gefäßes erlangt der Steigbügel seine typische Gestalt,

welche er für immer bewahrt. Nach Ablösung der Anlage des Steigbügels von dem umgebenden Bindegewebe kann man die Veränderungen ihrer Form studiren. Fig. 8 stellt einen solchen herauspräparirten Steigbügel in seinem Verhältnisse zum Ambosse dar. Der Steigbügel wird in diesem Zustande durch eine fünfeckige, knorpelige, von einer runden regelmäßigen Öffnung durchbohrten Platte repräsentirt. In dieser Platte sind ziemlich leicht alle Theile des künftigen Steigbügels zu erkennen.

Der obere Theil ist die Anlage des Köpfchens, die beiden Seitentheile die der beiden Schenkel, der untere Theil die Anlage der Basis.

Bei 12 cm langen Embryonen treten im Steigbügel die ersten Spuren der Ossifikation auf (Fig. 9 *St*). Die Form des Steigbügels ist sehr verändert und nähert sich mehr dem definitiven Zustande. Der Steigbügel hat eine glockenförmige Gestalt. Seine Basis ist ausgebreitet und saumförmig verdickt. Am unteren Ende des Steigbügels liegt die Öffnung, welche eine ovale Gestalt angenommen hat und mit ihrer Längsachse quergelegen ist. Vergleicht man diesen Zustand des Steigbügels mit dem eben beschriebenen (Fig. 8), so gewinnt man die Überzeugung, dass die Gestaltveränderung durch verschiedenes Wachsthum seiner Theile bedingt war. Die Lage der Öffnung kann uns als ein Orientirungspunkt ganz gut für die Erklärung der Gestaltveränderungen dienen.

Da dieselbe jetzt im unteren Theile liegt, so können wir schließen, dass der obere Theil bedeutend in die Länge wächst, dadurch bekommt der Steigbügel im Verhältnis zum früheren Zustande eine in die Länge ausgezogene Form. Das Wachsthum des unteren Theiles geschieht dagegen in der Querrichtung und bringt die Ausbreitung dieses Theiles hervor, wodurch der Steigbügel sich glockenförmig gestaltet.

In meiner vorläufigen Mittheilung[1] habe ich schon darauf aufmerksam gemacht, dass die eben beschriebenen Entwicklungsverhältnisse des Steigbügels für die Erklärung des von Meckel[2] beschriebenen Durchganges der Carotis interna zwischen den beiden Schenkeln des Steigbügels beim Igel und Murmelthier dienen können. Hier will ich hinzufügen, dass der Steigbügel auch bei anderen Thieren in Be-

[1] Zoolog. Anzeiger No. 28. 1879.

[2] A. Meckel. Carotis interna und Steigbügel des Murmelthieres und Igels. (Arch. f. Anat. u. Phys. 1828.)

zug auf seine Gestalt an embryonale Verhältnisse erinnert. Nach Meckel soll der äußere Schenkel eine Ausbiegung machen, welche die Carotis einnimmt, während der innere vom Capitulum zur Basis ganz gerade in rechtem Winkel hinabsteigt. Aus diesen Worten folgt, dass wir beim Igel im ausgebildeten Zustande dieselben Formverhältnisse treffen, welche wir bei den Schafembryonen in einem ziemlich frühen Stadium gefunden haben (Fig. 10 *A*).

Fassen wir nun alles hier in Bezug auf die Entwicklung des Steigbügels Mitgetheilte zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1) Der Stapes bildet sich unabhängig von den anderen Gehörknöchelchen.

2) Er erscheint in Form eines Zellhaufens um die Art. mandibularis, bekommt später die Form der trapezoiden Platte, welche sich darnach in eine fünfeckige und endlich in eine glockenförmige verwandelt.

3) Der Stapes stellt von seinem ersten Auftreten an eine durchlöcherte und nicht solide Platte dar, wie das letztere von allen Embryologen angenommen wurde.

4) Der Verlauf der Art. mandibularis und die Entstehungsweise des Stapes in ihrer Umgebung hat bedeutenden Einfluss auf die Form der Stapesanlage. Die Mandibularis bedingt die Durchlöcherung des Stapes, sie bedingt auch die rinnenförmige Aushöhlung des vorderen Stapesschenkels.

5) Die Art. mandibularis spielt nur eine provisorische, für die Entstehung des Stapes wichtige Rolle und geht später gewöhnlich zu Grunde. Sie bleibt nur ausnahmsweise bei einigen Thieren im ausgebildeten Zustande bestehen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf eines $1^1/_2$ cm langen Schafembryo. *Ut* Utriculus; *Coch* Canalis cochlearis; *Cr'* Carotis interna; *Am* Art. mandibularis; *Nf* Nervus facialis; *Mob* Medulla oblongata; * die Grenze der utricularen und des cochlearen Theiles des Labyrinthes Syst. 1 Schieck.

Fig. 2, 3, 4, 5, 6 u. 7. Die herauspräparirten Meckel'schen und Reichert'schen Knorpel mit der Anlage der Gehörknöchelchen. Fig. 2 von einem 2 cm langen Embryo, Fig. 3 von 2,4 cm, Fig. 4 von 2,7 cm, Fig. 5 von 3 cm, Fig. 6 von 4 cm und Fig. 7 von 8 cm langen Embryonen. *Mk* Meckel'sche *Rk* Reichert'sche Knorpel; *Ml* Malleus; *Mm* Manubrium mallei; *In* Incus; *pr. br* Processus brevis incudis; *pr.l* Proc. longus incudis; *St* Stapes; *Csc* äußerer halbcirkelförmiger Kanal; *Oz* knorpelige Ohrkapsel; *H, V,* * siehe im Text; *Os* Ossifikationspunkte des Meckel'schen und des Reichert'schen Knorpels. Fig. 2, 3, 5 Syst. 4 Hartnack nach Abschraubung der letzten Linse, Fig. 4, 6, 7 Syst. 1 Schieck.

Fig. 8 u. 9. Amboss und Steigbügel. Fig. 8 eines 4 cm, Fig. 9 eines 12 cm langen Embryo. Die Bezeichnung wie in Fig. 2, 3 etc. *Ol* Anlage des Ossiculum lenticulare.

Fig. 10. Querschnitt durch den Kopf eines $2^3/_4$ cm langen Embryo. *Csp* Canalis sem. posterior; *Csa* Canal. semic. anterior; *Mae* Meatus auditorius externus; *Ett* Tuba Eustachii; *ao* äußeres Ohr; *Nf* Nerv. facialis; *stp* Stapes; *Ok* Ohrkapsel; *a* Utriculus; *Vsp* Vorsprung der Ohrkapsel; *Coch* Canalis cochlearis; *Fr* Facialisrinne; *Am* Arteria mandibularis; *Ab* Arteria basilaris; *Rl* Recessus labyrinthi, Syst. 4 nach Abschraubung der letzten Linse. Fig. 10 *A.* Ein Theil desselben Präparates bei stärkerer Vergrößerung (Syst. 7. Hartn.) Die Bezeichnung wie in Fig. 10.

Fig. 11. Ein Theil des Querschnittes durch den Kopf eines 3 cm langen Embryo. *Mea* Meatus auditorius externus: *prl* Processus longus incudis; *Ret* Rinne am äußeren Schenkel des Steigbügels für den Durchgang der Art. mandibularis Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 10. Fig. 11 *A.* Ein Theil des Querschnittes Fig. 11 bei stärkerer Vergrößerung (Syst. 7 Hartn.).

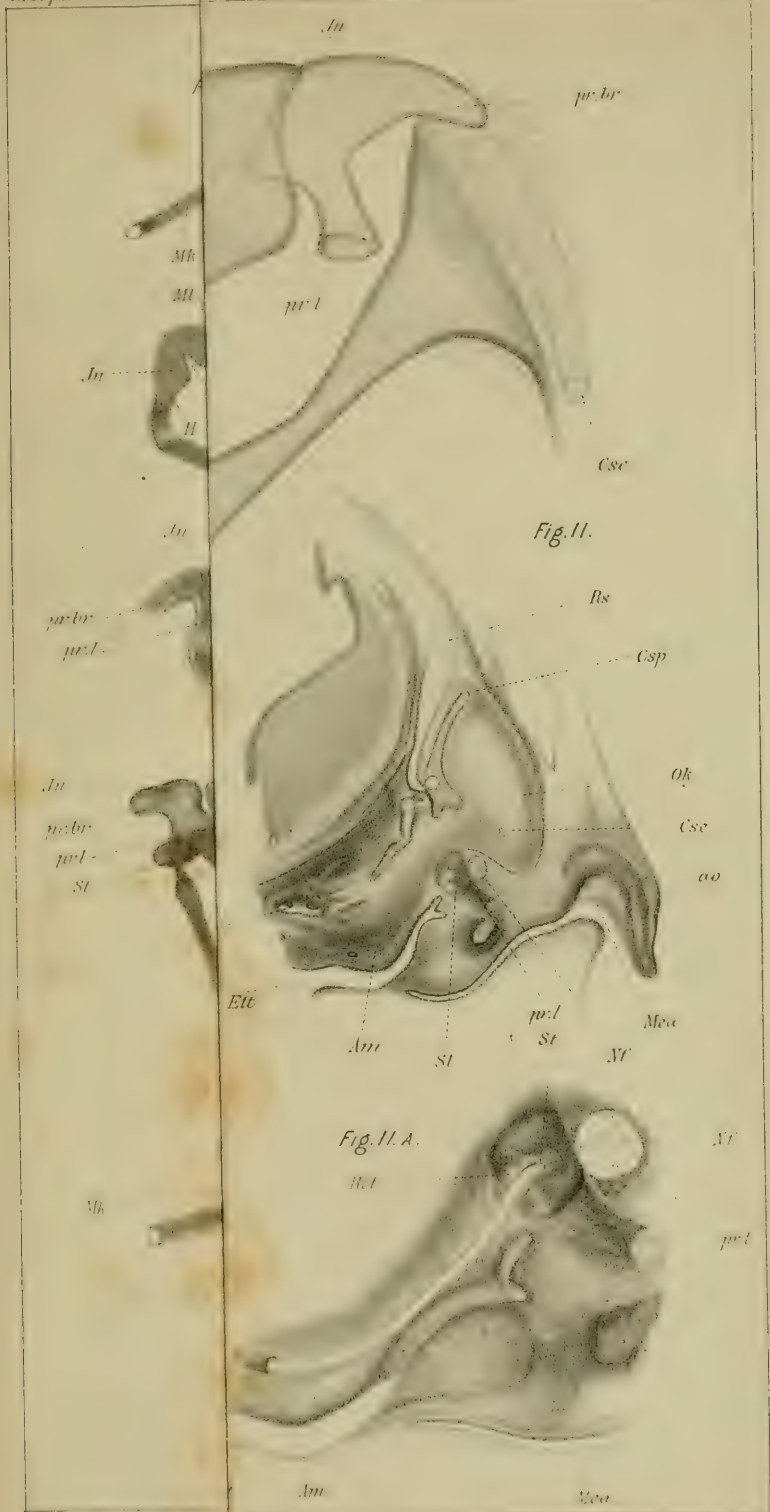

Jn
pr.br
Mk
Ml
pr.l
Jn
H
Csc
Jn
Fig. II.
pr.br
pr.l
Rs
Csp
Jn
Ok
pr.br
pr.l
St
Csc
ao
Ett
pr.l
St
Mea
Am
St
Nf
Fig. II. A.
Nf
Mk
pr.l
Am
Mea

Fig. 2

Fig. 1

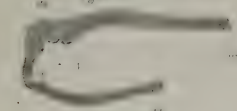


Fig. 3

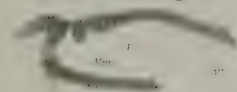


Fig. 4

Fig. V

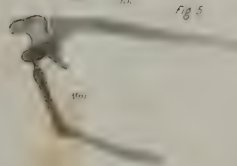


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 10 A

Fig. 10.

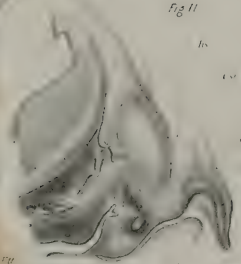


Fig. 11

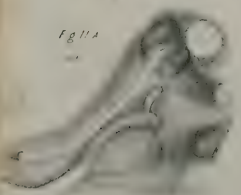


Fig. 11 A

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmafse der Fische.

Von

Dr. M. v. Davidoff,
Assistent am zool. Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel XXI—XXIII.

Zweiter Theil.

1. Abschnitt.

Ganoidei holostei,

mit einem Anhange über das Becken einiger Physostomen.

Die Untersuchung der hinteren Gliedmaße der Ganoidei holostei, verbunden mit vergleichend anatomischen Hinweisungen auf die Befunde bei einigen physostomen Knochenfischen, bildet den ersten Abschnitt des zweiten Theiles meiner Arbeit über die hintere Gliedmaße der Fische. Von den letzteren sind die Haie, Chimaera und die Ganoidei chondrostei in der bereits im V. Bande dieses Jahrbuches erschienenen Arbeit behandelt worden. Diese Untersuchung führte zu dem Ergebnis, dass die Sturionen, in Bezug auf ihre hintere Gliedmaße, sich nur von Formen ableiten lassen, welche als Vorfahren sämmtlicher Gnathostomen zu beurtheilen sind. Wir sahen, dass bei den Sturionen das Basale metapterygii im Gegensatz zu den übrigen, in der erwähnten Untersuchung bearbeiteten Fischen fehlt, dass hingegen das Becken selbst bei ihnen eigenthümliche Differenzirungen erfahren hat. So erhielten wir zwei divergente Abtheilungen: einerseits die Selachier, anderseits die Störe. Von besonderem Interesse musste uns nun in dieser Beziehung das Verhalten der Knochenganoiden gelten: und die Frage, ob sie sich von den Sturionen oder Selachiern ableiten lassen? zumal bei der Stellung der

Knochenganoiden im System der Fische gerade in dieser Abtheilung eine Verbindung zwischen den Knochenfischen und den Selachiern oder Sturionen zu erwarten war.

Indem Agassiz[1] zuerst eine Anzahl von Familien der Fische als Ganoiden zusammenfasste, gelang es erst Joh. Müller[2], auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen, diese Abtheilung zu präcisiren und zu begrenzen. »Die Stelle derselben ‚im System‘,« sagt er, »fällt, wie ich bewiesen zu haben glaube, mitten zwischen die Knochenfische und Plagiostomen oder Selachier, indem sie Charaktere aus den Knochenfischen und Selachiern kombinirt. Sie hat von den ersteren (Teleostier) die Kiemen, den Kiemendeckel, die Nase, von den letzteren die accessorische Kieme vor der ersten Kieme, Spritzlöcher, Klappen des Arterienstiels, Gefäßvertheilung der Pseudobranchie, Eileiter, Verhalten des Sehnerven.« Während die Aussage Joh. Müller's unter den Knochenganoiden nur Polypterus und Lepidosteus umfasst, wurde Amia, welche sich sonst den Clupeiden so ähnlich verhält, erst von C. Vogt[3]) den Ganoiden zugesellt. Wenn so die Ordnung der Ganoiden scharf abgegrenzt zu sein scheint, so bildet sie doch keineswegs eine in sich abgerundete Gruppe. Von den Knorpelganoiden abgesehen, welche schon durch ihr Skelet eine bedeutend tiefere Stufe als die Knochenganoiden einnehmen, stehen die letzteren unter sich auch in keiner näheren Verwandtschaft. Sie stellen vielmehr sehr divergente Formen vor, welche als Ausläufer einer in früheren geologischen Epochen zahlreichen Gruppe aufzufassen sind[4].

Für die vergleichend anatomischen Untersuchungen an Knochenfischen bilden somit die Knochenganoiden eine äußerst wichtige Abtheilung, bei welcher wir Zustände zu erwarten haben, die ausgebildeter sind als bei den Selachiern und Stören, aber ein primitiveres Verhalten zeigen als bei den Knochenfischen.

---

[1] Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel 1833—43.

[2] Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandlungen der Berliner Akad. 1846 pag. 146.

[3] Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons ganoïdes. Ann. des sciences nat. Troisième Serie. T. IV. p. 53.

[4] Siehe C. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipig 1872. 3. Heft pag. 10 und folgende. Ferner: Grundzüge der vergl. Anatomie. Zweite umgearbeitete Auflage. Leipzig 1870 pag. 578 und Grundriss der vergl. Anatomie. Zweite Auflage. Leipzig 1878 pag. 431 Anm. 1.

Dem Material entsprechend zerfällt meine Arbeit in zwei Hauptabtheilungen: in einen descriptiven und einen vergleichenden Theil. In den drei Abschnitten des ersten Theiles werden das Skelet, die Muskeln und die Nerven behandelt. Im zweiten Theile werden die vorgefundenen Thatsachen der drei untersuchten Formen (Polypterus, Lepidosteus, Amia) zunächst unter sich, dann mit den Selachiern und Sturionen verglichen, worauf dann einige Bemerkungen über die Befunde des Hintergliedmaßenskeletes der Physostomen folgen.

Das untersuchte Material habe ich theilweise Geh.-Rath Gegenbaur, theilweise Herrn Prof. Bütschli zu verdanken.

---

1) Descriptiver Theil.

a) Skelet.

Das Skelet der hinteren Gliedmaße von Polypterus nimmt unter den drei untersuchten Gattungen der Knochenganoiden die wichtigste Stellung ein, indem dasselbe diejenige Stufe repräsentirt, von welcher sich die Befunde bei Amia und Lepidosteus ableiten lassen. Ich will desshalb meine specielle Darstellung mit Polypterus bichir beginnen. Seit der Entdeckung dieses Fisches hat die anatomische Untersuchung der Bauchflossen kaum noch weitere Fortschritte gemacht. Nach Etienne Geoffroy St. Hilaire[1] besteht das Skelet der hinteren Extremität aus 5 Knochen: »Le premier,« sagt er, »qui fait avec son congenère fonction de bassin, est long, aplati et se termine par une large base, a l'extremité de laquelle s'articulent quatre petits osselets allongés et paralleles. Les apophyses tutrices des rayons, quoiqu'extremement courtes, enveloppent pourtant de chaque côté l'extremité de ces quatre osselets; ce qui est possible, parce que chaque rayon, composé de deux lames, so trouve terminé par une double apophyse«[2].

Eine etwas eingehendere Beschreibung findet sich bei Agassiz[3], der eine Ähnlichkeit zwischen dem Becken des Polypterus und demjenigen der Reptilien findet. Das Hauptstück besteht nach ihm aus

---

[1] Histoire nat. et description anatomique d'un nouveau genre de poisson du Nil, nommé Polyptère. Ann. du Museum nation. d'Histoire nat. T. I. Paris 1802.

[2] Eben daselbst pag. 60.

[3] Recherches sur les poissons fossiles T. II pag. 45. Neuchatêl 1833—43.

einem Knochen, welcher in der Mitte rund, an seinen beiden Enden verbreitert ist und sich mit dem gleichnamigen der anderen Seite vermittels Ligamente verbindet. Das hintere Ende dieses Knochens trägt an seinem hinteren Rande 4 oder 5 »Metatarsalknöchelchen«, von welchen das äußere, kleinste zu einem Knorpelstückchen reducirt ist, welches letztere auch ganz verschwinden kann. — Die übrigen vier Knöchelchen nehmen von außen nach innen zu und bilden an ihren distalen Enden die Insertionsstellen für die Flossenstrahlen. Den Beobachtungen Agassiz fügte Dumeril[1] die Bemerkung hinzu, dass der Beckenknochen (os pelvien) der einen Seite mit demjenigen der anderen artikulire. Joh. Müller[2] endlich hielt das Vorhandensein der »Knochen des Mittelfußes« an den Bauchflossen von Polypterus für eine »ihnen eigene Abweichung«. Sämmtliche bisher erwähnten Autoren, wie auch Stannius[3], stimmen darin überein, dass sie in dem Hauptstücke des Skeletes das Becken sehen, während die demselben ansitzenden Knöchelchen allgemein als »ossa metatarsi« bezeichnet werden. In Bezug auf das Hauptstück schließt sich den genannten Autoren auch Gegenbaur an, indem er sagt, dass »beide Hälften des Beckens der Ganoiden und Teleostier in medianem Zusammenhang stehen«[4]. In einer im Jahre 1877 erschienenen Abhandlung von Thacher[5] wird endlich die von Dumeril erwähnte Artikulation in Abrede gestellt. Die Verbindung der beiden »pubic parts« findet nach diesem Autor durch Bindegewebe statt.

Wenn alle hier angeführten Angaben in der Beschreibung des Beckenknochens und der »ossa metatarsi« übereinstimmen, so sind sie doch bezüglich des medianen Zusammenhangs der ersteren, wie wir sahen, sehr verschieden.

Fig. 1 zeigt uns das Skelet der Bauchflossen von Polypterus von der ventralen Fläche aus betrachtet. In dem mit *B* bezeichneten Theile sehen wir das Becken der Autoren; die mit r^1—r^4 bezeichneten Knöchelchen stellen uns die »ossa metatarsi« vor. Nach vorn von dem Beckenknochen sehen wir dann drei Knorpelstücke (p^1, p^2, p^3), von welchen das eine (p^3) vordere in dem durch die beiden anderen gebildeten nach vorn offenen Winkel gelegen ist.

---

[1] Histoire nat. des poissons. T. II pag. 375. Paris 1870.

[2] Grenzen der Ganoiden l. c. pag. 149.

[3] Zootomie der Fische. Bd. I pag. 95. Berlin 1854.

[4] Grundriss der vergleichenden Anatomie. Zweite Auflage. Leipzig 1878. pag. 508.

[5] Transactions of the Connecticut Academie vol. IV. 1877.

Bei einem zweiten von mir beobachteten Exemplare vermisste ich das unpaare Knorpelstück. Die beiden seitlichen Knorpel waren etwas nach vorn verlängert und liefen in der Medianlinie, stets dicht an einander gelagert, nach vorn spitz aus. Ein bemerkenswerther Umstand besteht darin, dass sowohl die drei Knorpelstücke des einen Exemplares als auch die beiden des anderen genau in der ventralen Medianlinie lagern und nach Abnahme des Integumentes sofort zu Tage treten, sind also von keiner, etwa der Gliedmaße zugehörigen Muskulatur bedeckt (vergl. Fig. 7). Dorsalwärts liegen diese Knorpelstücke auf dem Bindegewebe der Medianlinie und sind vermittels ihres Perichondrium mit demselben fest verwachsen. Ihr dorso-ventraler Durchmesser ist sehr gering. Sie sind fast durchscheinend und lassen weder besondere Skulpturen noch sie durchsetzende Löcher erkennen. Sowohl mit dem Beckenknochen, als auch unter sich, sind diese Knorpelstückchen beweglich verbunden.

Thacher, welcher das Skelet der Bauchflosse von Polypterus abbildet (T. II Fig. 1)[1], hat diese Knorpel übersehen. In der Beschreibung heißt es: ». . . . . the two pubic parts abut on one another without uniting, thoug fastened together by though connective tissue, etc. . . .«

Es kommt also die Verbindung der beiden Beckenknochen weder durch Artikulation, noch durch Bindegewebe zu Stande, sondern wird vermittels mehrerer, in der Medianlinie gelegener Knorpelstücke bewerkstelligt.

Die beiden den paarigen Knorpeln angefügten Beckenknochen sind lange, verknöcherte Stücke, welche sich vorn mit den Spitzen ihres medialen Randes berühren (vergl. Fig. 1). Gegen die Mitte werden sie allmählich schmäler, runden sich ab, um an ihrem distalen, nach hinten gerichteten Ende sich auf Kosten ihres dorso-ventralen Durchmessers wiederum auszubreiten. Jeder Beckenknochen trägt hier eine dicke, wulstartige, knorpelige Epiphyse (Fig. 1 *Ep*), welche mit vier nach hinten konkaven Aushöhlungen versehen ist. Letztere sind die Anfügestellen der vier ossa metatarsi. Am medialen hinteren Winkel bildet jeder Beckenknochen einen ebenfalls mit Knorpel überzogenen, median und nach hinten gerichteten Fortsatz (Processus medialis), welcher von dem der anderen Seite durch ein in der Mittellinie, wie bei den Haien, sich findendes Septum getrennt ist (Fig. 1 *b*).

[1] Op. cit.

Die vier »Metatarsalknochen« nehmen von innen nach außen allmählich an Länge ab (Fig. 1 r^1—r^4). Jeder derselben, der laterale nicht ausgenommen, ist an beiden Enden mit knorpeligen Epiphysen versehen. Sehr bemerkenswerth sind zwei kleine, rundliche Knorpelstückchen, welche zwischen den distalen Enden der drei medialen Metatarsalknochen eingelagert sind (Fig. 1 Eg^1, Eg^2). Die proximalen Enden der Flossenstrahlen umfassen die distalen Enden der Metatarsalknochen, welche letztere also zwischen den beiden Reihen der Flossenstrahlen eingebettet liegen, ohne jedoch mit ihnen in irgend welcher festeren Verbindung zu stehen. Bei der Betrachtung der Muskeln wird dieses Verhalten näher aus einander gesetzt.

Ähnlich gestalten sich die Befunde bei Amia calva (Fig. 2). Die beide Beckenknochen verbindenden Knorpelstücke vermisse ich hier. Es besteht vielmehr eine ziemlich feste Verbindung vermittels Bindegewebe, wobei meistens der linke Beckenknochen an seinem proximalen Ende vom rechten überlagert wird. Indessen kann auch der linke Knochen auf dem rechten liegen. Die festere Verbindung zwischen beiden findet nur an derjenigen Stelle statt, an welcher die ventrale Fläche des linken Beckenknochens sich mit der dorsalen des rechten oder umgekehrt berührt. Die allgemeine Konfiguration des Beckenknochens ist im Großen dieselbe wie bei Polypterus. Die dünne abgerundete Partie ist weiter distalwärts gerückt und das proximale Ende ist um vieles breiter. Indessen ist das distale Ende schmäler und dicker und besitzt das Ansehen eines Gelenkkopfes. Während aber die ventrale Fläche des Knochens bei Polypterus vollkommen eben war, lässt dieselbe bei Amia eine leichte am lateralen Rande ziehende Leiste wahrnehmen (Fig. 2 *cr*), welche, wie wir sehen werden, durch Muskelinsertionen hervorgerufen ward. Sie beginnt an der dünnsten Stelle des Knochens, und zieht, sich allmählich vom lateralen Rande desselben abwendend, nach vorn, wo sie jedoch sehr bald aufhört, ohne das proximale Ende des Beckenknochens zu erreichen [1].

Wichtig sind die Stückchen, welche dem Hinterrande des Beckenknochens ansitzen. Dieser besitzt keine besonderen, jenen zur An-

[1] Franque hält das Becken von Amia für rudimentär. »Pinna ventralis abdominalis est, rudimentis pelveos ossi pubis affixa.« Auf der Abbildung des Beckens (Fig. 2) sind, statt der einfachen proximalen Epiphyse zahlreiche nach vorn gerichtete knorpelige (?) Fortsätze gezeichnet. Nach der Figur zu urtheilen liegen die beiden Beckenknochen an ihrem proximalen Ende nicht über einander, sondern an einander. (Afferuntur nonnulla ad amiam calvam accuratius cognoscendam. Dissertatio inauguralis. Berolini 1847.)

heftung dienende Aushöhlungen und manche jener Stücke stehen mit dem distalen Ende des Beckenknochens nicht einmal in Berührung. Ihre Zahl ist (vergl. Fig. 2) an beiden Gliedmaßenhälften eines und desselben Thieres verschieden. Rechterseits finde ich deren drei, auf der linken Seite vier. Verknöchert ist nur das größere mediale Stückchen, welches flaschenförmig ist und für sich allein die mediale Hälfte des Gelenkkopfes des Beckenknochens in Anspruch nimmt (Fig. 2 r^1). Von den übrigen Stückchen steht nur das folgende laterale, mit dem Beckenknochen in Verbindung. Sowohl das dritte rechterseits als auch das dritte und vierte linkerseits liegen nur dem eben erwähnten zweiten Stückchen an. Es ist ohne Weiteres vorauszusetzen, was schon aus der länglichen Form des dritten Stückchens rechterseits einleuchtet, dass dasselbe aus der Verschmelzung des dritten und vierten hervorgegangen ist.

Was das Skelet der hinteren Gliedmaße von Lepidosteus osseus betrifft (Fig. 3), so schließt sich dasselbe an die Befunde von Amia so eng an, dass die betreffende Figur kaum noch einer weiteren Auseinandersetzung bedarf. Die Haupteigenthümlichkeiten bestehen in einer weiteren Ausbildung der schon bei Amia eingeleiteten Verhältnisse. So sehen wir an dem Beckenknochen zunächst eine bedeutendere Entwicklung der bei Amia vorhandenen Leiste, zu welcher sich noch eine am medialen Rande ziehende hinzugesellt (Fig. 3 b^1)[1]. Die dem Hinterrande ansitzenden Stückchen verhalten sich wie bei Amia, nur dass sie im Verhältnis zu dem Beckenknochen noch bedeutend kleiner sind. Sowohl bei Amia als Lepidosteus sind die Knochenstrahlen des sekundären Flossenskeletes zugleich mit der Reduktion der ossa metatarsalia nach vorn gerückt. Sie umfassen nicht nur die »Mittelfußknochen«, sondern auch das distale Ende des Beckenknochens.

Ohne vorläufig auf die genauere Beurtheilung, welche nur nach der Betrachtung der hierher gehörigen Muskeln und Nerven erfolgen kann, einzugehen, will ich hier nur noch auf das Gemeinsame des Typus aufmerksam machen, der in dem Skelete der Hintergliedmaße der drei untersuchten Knochenganoiden erkennbar ist.

Bei allen drei Formen finden wir einen langen mit dem ander-

[1] Es ist wahrscheinlich, dass die mediale Leiste sich aus dem Bindegewebe der äußeren Fascie der Seitenmuskeln entwickelt, welche hier also einem Verknöcherungsvorgange unterliegt. Bei einem kleinen (jungen?) Exemplare von Lepidosteus bison war sie durch ein derbes, bindegewebiges Band repräsentirt.

seitigen entweder durch Knorpelstücke (Polypterus) oder durch Bindegewebe verbundenen Knochen, an dessen hinterem Ende entweder knorpelige oder knöcherne Stäbe ansitzen. Die medialen Knorpelstücke bilden aber eine Eigenthümlichkeit des Polypterus.

b) Muskeln der hinteren Gliedmaße.

Wie in dem Skelet, so bieten die drei untersuchten Gattungen auch in den Muskeln viel Gemeinsames. Die zwischen den drei Formen bestehenden nicht unwichtigen Unterschiede betreffen zunächst den Ansatz der ventralen Seitenmuskeln, dann die Sonderungen der Gliedmaßenmuskeln in mehrere deutlich zu trennende Schichten.

Wie bei den Haien und den Ganoidei chondrostei[1] sind die Seitenmuskeln außen und innen mit ziemlich dicken Fascien umhüllt, welche sich in der Medianlinie verbinden. Sie stellen aber vor der Gliedmaße nicht wie bei den Selachiern ein senkrechtes, bindegewebiges Septum vor[2], sondern ein flaches, derbes Band, welchem die medialen Knorpelstücke von Polypterus und die vorderen Enden der Beckenknochen von Amia und Lepidosteus aufliegen (vgl. Fig. 7, 8 u. 9 *Md*). Indessen liegt auch die dorsale mit Muskeln bedeckte Fläche des Beckenknochens nicht den Seitenmuskeln auf. Diese verdünnen sich nach der Gliedmaße zu allmählich bis sich ihre beiden Fascien am lateralen Rande des Beckenknochens vereinigen und unter (dorsal) demselben als ein derbes bindegewebiges Band zur Medianlinie ziehen. Hinter den medialen Knorpelstücken von Polypterus bilden die beiden Fascien ein hohes Septum, welches mit den Ursprungssehnen der von ihm entspringenden Muskeln eng verwebt erscheint (Fig. 7 *s*). Bei Amia ist dasselbe Septum viel geringer entwickelt. Bei Lepidosteus hingegen ist die Medianlinie auch hinter der Verbindung der beiden Beckenknochen ein flaches Band und erscheint nur an denjenigen Stellen verdickt, von welchen Muskeln entspringen. Die Medianlinie ist wie bei den Knorpelganoiden, sowohl vor den Gliedmaßen als auch hinter denselben mit einer dicken Fettschicht bedeckt. Der Ansatz der Seitenmuskeln an die Gliedmaßen erfolgt bei allen drei Formen am lateralen Rande des Beckenknochens, bei Amia und Lepidosteus an den lateralen Leisten. Die Beziehungen der Seitenmuskeln zu den Muskeln der Gliedmaße werden wir später beschreiben.

---

[1] Siehe dieses Jahrb. Bd. V (Heft III) pag. 455.
[2] Eben daselbst.

Was nun die letzteren angeht, so können wir die schon früher bei den Selachiern gegebene, ihrer Lage entnommene Eintheilung beibehalten[1]) und unterscheiden demnach zwei Hauptgruppen, nämlich dorsale und ventrale Muskeln. Beide Gruppen nehmen ihren Ursprung sowohl von knöchernen als auch von bindegewebigen Theilen. Die fast ausschließlichen Ansatzstellen beider Gruppen bilden die proximalen umgebogenen Enden der Strahlen des sekundären Flossenskelets.

α) Ventrale Muskeln.

Das einfachste Verhalten der ventralen Muskeln treffe ich bei Polypterus (Fig. 7). Nach Abnahme des Integumentes mit der äußeren Fascie sehen wir fast den ganzen Bekenknochen von einer dicken Muskelmasse bedeckt, deren Fasern nach hinten gerichtet sind und in ihrem distalen Theile in eine große Anzahl feiner Sehnen übergehen, welche sämmtlich zu den Knochenstrahlen ihren Verlauf nehmen. Die medialen Knorpelstücke liegen hingegen frei. Aus der betreffenden Figur ist ersichtlich, dass der Ursprung dieser Muskelmasse sich nicht ausschließlich auf Skelettheile beschränkt, dass vielmehr die Hauptmasse der Muskeln von dem oben erwähnten medialen Septum ihren Ursprung nimmt (Fig. 7 *Svs*). Zergliedert man diese vom Septum kommende Schicht weiter, so lässt sie drei Lagen unterscheiden. Die oberflächliche Schicht (Fig. 7 *Svs* bilden diejenigen Fasern, welche von ihrem Urspunge an kontinuirlich in einem leichten medianwärts konkaven Bogen bis zu den Flossenstrahlen verlaufen. Eine besondere Muskelschicht stellen wiederum Fasern vor, welche sich mit den aponeurotischen Oberflächen der vom Becken herkommenden Muskeln verbinden. Die dritte Gruppe wird endlich von Fasern gebildet, welche vom Septum nur bis zum lateralen Rande des Beckenknochens ihren Verlauf nehmen, und an demselben Ansatzstellen finden, wobei der Processus medialis (Fig. 1 *b*) ihnen die größte Oberfläche gewährt. Die von der ventralen Fläche des Beckenknochens entspringende Muskelschicht hat einen einfacheren Bau (Fig. 7 *Svp*). Sie besteht aus längsverlaufenden Fasern, welche distal in feine Sehnen übergehen, die zum Theil die Ansatzstellen der erwähnten vom Septum herkommenden Zwischenschicht bilden. Die oberflächliche Lage nimmt ihren

[1] Siehe meine erwähnte Arbeit pag. 454.

Ursprung unmittelbar hinter der Verbindung des Beckenknochens mit dem paarigen Knorpel, wobei der Ursprung der tiefer gelegenen Fasern immer weiter distalwärts rückt. Indessen beschränkt sich der Ursprung der von Skelettheilen entspringenden ventralen Muskeln keineswegs auf den Beckenknochen, sondern geht auch auf die ossa metatarsalia über, von welchen zahlreiche Fasern entspringen, welche, wie es scheint, theilweise selbständig zu den Flossenstrahlen verlaufen, theilweise sich auch mit den Sehnen der vom Becken kommenden Muskeln verbinden. — Wir hätten somit schon bei Polypterus mehrere Kategorien von Fasern der ventralen Flossenmuskeln zu unterscheiden. Die erste Gruppe bilden zunächst die von Skelettheilen entspringenden Muskeln, welche ich wie bei den Haien ihrer tiefen Lage gemäß als Stratum ventrale profundum bezeichne. Sie zerfallen wiederum in zwei Unterabtheilungen: 1) in diejenigen, welche vom Beckenknochen entspringen, 2) in diejenigen, welche von den ossa metatarsalia herkommen. Die zweite Hauptgruppe wird durch die von bindegewebigen Theilen resp. der äußeren Aponeurose herkommenden Muskeln repräsentirt. Sie bilden meistens die oberflächliche Lage (Stratum ventrale superficiale). Nur die vom Septum zum Beckenknochen verlaufende Schicht gehört ihrer Lage nach zur tiefen Muskulatur.

Wenn ich oben bemerkte, dass die ventralen Flossenmuskeln des Polypterus einfacher zusammengesetzt seien, als bei den zwei anderen Knochenganoiden, so beruht dieser Charakter auf geringer Sonderung der zu unterscheidenden Abtheilungen der Muskulatur. Sie stellen vielmehr alle eine kompakte Muskelmasse vor, welche von zahlreichen, gröberen und feineren Sehnen durchzogen ist[1]. Was endlich den Ansatz der sich an die Strahlen des sekundären Flossenskelets festheftenden Fasern betrifft, so habe ich über denselben nichts weiter zu bemerken, als dass er ausschließlich an den hier allerdings nur wenig umgebogenen proximalen Enden der ventralen Lage dieser Strahlen stattfindet. Der Ansatz der vor der Gliedmaße befindlichen ventralen Seitenmuskeln findet am lateralen Rande des Beckenknochens statt.

Gehen wir nun zu Amia über, wo uns schon bedeutend komplicirtere Befunde entgegentreten, so finden wir zunächst fast die ganze ventrale Flossenmuskulatur von einer glänzenden ziemlich der-

[1] Desshalb lassen sich alle diese Schichten nicht gut abzeichnen. Sie können nur auf künstlichem Wege getrennt werden.

ben Aponeurose bedeckt, so dass nur ein geringer Theil derselben äußerlich hervortritt (Fig. 8 *pss*).

Die soeben erwähnte oberflächlich gelagerte Flossenmuskulatur (*pss*) befindet sich am hinteren Theile der Gliedmaße und bildet mit der nämlichen der anderen Seite, nach vorn konvergirend, einen nach hinten offenen, nahezu rechten Winkel. Der Ursprung dieser Muskelschicht findet an ihrem hinteren Theile genau in der Mittellinie statt, wo die Ursprünge beiderseitiger Muskeln innig verwebt zu sein scheinen. Weiter nach vorn wendet sich jedoch der Ursprung von der Mittellinie ab, um in einer geraden nach außen gerichteten Linie auf die, die übrigen Flossenmuskeln bedeckende Aponeurose (Fig. 8 *Aps*) überzugehen. Der hintere Rand des Muskels ist auf den Seitenmuskeln gelegen, von welchen er jedoch mit Leichtigkeit zu trennen ist. Distalwärts werden die Fasern sehnig und setzen sich an die proximalen Enden der sechs medialen Strahlen der Flosse fest. Nach Abnahme dieses Muskels, welchen ich als Pars superficialis der oberflächlichen ventralen Schicht bezeichne, bekommen wir ein Bild, wie es ungefähr Fig. 11 darstellt. Ursprung und Ansatztheil der Pars superficialis sind erhalten (*pssu* u. *pssa*); die hinter der Gliedmaße befindlichen Seitenmuskeln gehen in eine breite Sehne über, welche unter dem Ansatztheile der Pars superficialis nach vorn zieht und bald mit einer breiten, von den vor der Gliedmaße gelegenen Seitenmuskeln hervorkommenden Aponeurose zusammenfließt. Wir sehen jedoch, dass diese von den vorderen und hinteren Seitenmuskeln abgehende Aponeurose (*Aps*) nicht alle übrigen Gliedmaßenmuskeln bedeckt, sondern einen Theil derselben frei zu Tage treten lässt, indem sie einen nach hinten und außen konkaven Bogen beschreibt. In dem von der Aponeurose unbedeckten Theile befindet sich eine zweite Muskelschicht, welche von der Pars superficialis bedeckt, mit derselben auch einen ähnlichen Verlauf hat.

Während aber die Pars superficialis über der Aponeurose der Seitenmuskeln gelagert ist, begiebt sich diese Muskelschicht, Pars media (Fig. 11 *pms*), unter dieselbe und lässt ihre oberflächlichsten Fasern von der dorsalen (unteren) Fläche dieser Aponeurose entspringen. Die tiefer gelegenen Fasern der Pars media nehmen aber ihren Ursprung von einer Verdickung der Fascia externa der Seitenmuskeln (Septum) und auch von demjenigen Theil derselben, welcher zwischen der Medianlinie und dem Ursprung einer dritten, tiefer gelagerten Schicht (Fig. 12 *cb*), der Pars profunda, gelegen ist (s. Fig. 12 *pmsu*).

Beide betrachteten Muskelschichten sind auch an derjenigen Stelle, an welcher sie nicht durch die erwähnte Aponeurose der Seitenmuskeln geschieden sind, sehr leicht von einander zu trennen und nur in ihrem Ansatztheile erscheinen sie eng verwachsen. Beide Schichten setzen sich gemeinsam an die medialen Enden der Flossenstrahlen. Nach Abnahme der Pars media kommt der direkt dem Beckenknochen aufliegende Theil der ventralen Flossenmuskeln zum Vorschein (Fig. 12 *pp*). Wir bezeichnen ihn als Pars profunda und unterscheiden an ihm zwei Abschnitte. Wir sehen schon aus der Figur wie der eine Theil des Muskels nach vorn bis zur vorderen, knorpeligen Epiphyse des Beckenknochens reicht, dass dagegen ein anderer weiter hinten gelegener Theil desselben nicht in seiner ganzen Ausdehnung auf dem Beckenknochen liegt, sondern seinen Ursprung von der Fascia externa nimmt. Wir hätten somit einen zweiköpfigen Muskel vor uns, dessen Caput longum ausschließlich vom Beckenknochen entspringt, dessen Caput breve (Fig. 12 *cb*) aber von der Fascia externa. Beide Köpfe vereinigen sich zu einer derben Sehne, welche unter den Ansatztheil der Pars superficialis und media tritt und sich mit den beiden letztgenannten Schichten gemeinsam an die Flossenstrahlen festsetzt. Der Bau der Pars profunda ist der vom Beckenknochen entspringenden Schicht des Polypterus so ähnlich, dass ich gar nichts weiter hinzuzufügen brauche. Der einzige Unterschied würde nur darin bestehen, dass die feinen, die Muskelmasse durchziehenden Sehnen des Polypterus sich hier zu einer breiten, derben Sehne vereinigt haben.

Was den Ansatz der ventralen Seitenmuskeln an den Beckenknochen angeht, so findet derselbe hier auch längs des lateralen Beckenknochenrandes statt. Jedoch ist die breite Ansatzsehne nicht so einfach wie bei Polypterus. Sie theilt sich hier in zwei Blätter, von welchen das tiefe Blatt sich sogleich zwischen die dorsalen und ventralen Flossenmuskeln begiebt und bis zu seiner Ansatzstelle, dem lateralen Beckenknochenrande eindringt. Das oberflächliche Blatt ist aber nichts Anderes als die schon betrachtete, die ventralen Gliedmaßenmuskeln bedeckende äußere Aponeurose, welche mit der von hinten her kommenden sich verbindet (vergl. Fig. 11 *Aps*). Eine weitere Komplikation im Ansatze besteht darin, dass die Seitenmuskeln vermittels einer Sehne noch an den lateralen Randstrahl der Flosse sich festheften.

Ähnlich verhält sich die ventrale Muskulatur bei Lepidosteus bison (Fig. 9). Ei wesentlicher Unterschied von Amia betrifft die

ventrale Medianlinie, welche bei Lepidosteus sowohl hinter als vor der Verbindung der beiden Beckenknochen um vieles breiter ist, so dass man schon nach Abnahme des Integumentes das Aufeinanderlagern der beiden Beckenknochen zur Ansicht bekommt. Vor den Letzteren nähern sich die medialen Ränder der beiderseitigen Seitenmuskeln um weiter hinten wieder aus einander zu weichen (vergl. Fig. 9). Während der rechte Beckenknochen fast vollständig von den Seitenmuskeln und deren Aponeurosen bedeckt erscheint, liegt der linke eine Strecke weit frei und gewährt den Ursprung der, der Pars profunda von Amia homologen, von einer glänzenden Fascie bedeckten Muskelschicht. Weiter nach hinten divergiren die beiden Ränder der Medianlinie (vergl. Fig. 9). Etwa in der Gegend der Mitte des Beckenknochens ist letztere am breitesten und stellt eine derbe, glänzende bindegewebige Haut dar. Eine Eigenthümlichkeit des Lepidosteus besteht auch darin, dass von dieser breiten Medianlinie zahlreiche zerstreute Muskelfasern entspringen (Fig. 9 *psv*), deren Ursprünge aber nicht bis zur Mitte der Medianlinie reichen. Vorn sind sie kurz und verlaufen nahezu in transversaler Richtung nach außen auf die, die Gliedmaßenmuskeln bedeckende Aponeurose über, an welche sie sich auch ansetzen. Weiter nach hinten nehmen sie allmählich eine longitudinale Richtung ein, werden immer länger, bis sie endlich einen ausgesprochenen Längsverlauf einschlagen (vergl. Fig. 9). Sie hören indessen im Bereiche der Gliedmaße nicht auf, sondern gruppiren sich zu zwei in der Mittellinie nach hinten verlaufenden Muskelzügen, welche sowohl von einander, als auch von den ihnen zur Seite liegenden Seitenmuskeln deutlich getrennt sind. Weiter hinten werden die Fasern immer spärlicher, bis sie schließlich unter allmählicher Annäherung der beiderseitigen medialen Ränder der Seitenmuskeln vollständig verschwinden. Nur an ihrem Ursprunge sind die Fasern dieser eigenthümlichen Längsmuskeln fleischig. Sie gehen in feine Sehnen über, welche vorn sehr kurz sind, hinten aber eine beträchtliche Länge erreichen können. Ich konnte nicht ermitteln, ob alle diesen Längsmuskel zusammensetzenden Fasern zu der beschriebenen Aponeurose der Seitenmuskeln gelangen: oder ob einige derselben an der Medianlinie selbst ihren Ansatz finden. Das Vorhandensein dieses Muskels ist aber bis jetzt nur bei Lepidosteus von mir beobachtet. Weder bei den Selachiern noch bei den Knorpelganoiden kommt ein ähnlicher Befund vor.

Befreien wir die tiefer liegenden Gliedmaßenmuskeln von den sie

bedeckenden Fascien, so treten uns die bei Amia beschriebenen Verhältnisse entgegen. Wir erkennen sofort in dem nun zu Tage liegenden Muskel die von der Fascia externa der Seitenmuskeln entspringende Pars media und den vom Beckenknochen entspringenden Kopf der Pars profunda (vergl. Fig. 10). Ein nicht unwichtiger Unterschied besteht erstens in der bedeutenderen Entwicklung der Pars media, welche bei Lepidosteus bis zur Vereinigung der beiden Beckenknochen sich nach vorn erstreckte, zweitens in dem Mangel einer scharfen Sonderung der Pars media von dem Caput breve der Pars profunda. Ganz wie bei Amia besteht die Muskelmasse der Pars media und profunda aus feinen Fasern, welche sich zu größeren Bündeln vereinigend in derbe Sehnen übergehen, an welche sich ebenfalls noch Muskelfasern ansetzen können.

Wir sehen aus der Beschreibung der ventralen Gliedmaßenmuskeln von Amia und Lepidosteus, dass die beiden Gattungen einander sehr nahe stehen und einen gewissen Gegensatz zu Polypterus repräsentiren. Aus der einheitlichen Muskelmasse von Polypterus haben sich bei Amia mehrere diskrete Schichten differenzirt, die ich als Pars superficialis, media und profunda aufführte. Ohne Zweifel entsprechen die beiden ersteren Schichten, auch wohl das Caput breve der Pars profunda in toto, den vom Septum und der Fascia externa entspringenden Fasern bei Polypterus. Das Caput longum ist der vom Beckenknochen entspringenden Muskellage homolog. Was nun Lepidosteus betrifft, so muss man annehmen, dass das bei Amia und Polypterus in der Medianlinie vorhandene Septum immer flacher wurde, bis die ganze Medianlinie zu der eben jetzt vorhandenen bindegewebigen Fläche sich umgestaltete, welche es dann auch möglich machte den Partes superficiales von Amia zunächst zu beiden Seiten aus einander zu weichen. Postulirt man diesen Vorgang, so bietet das weitere Erstrecken dieser Muskelschicht nach hinten keine Schwierigkeiten. Es ist auch einleuchtend, dass durch das Auseinanderweichen der beiden Partes superficiales ihre Wirkung nothwendig eine geringere werden musste, indem sie sich nicht mehr gegenseitig unterstützen konnten, wie bei Amia oder namentlich bei Polypterus, bei welchem man die beiderseitigen Muskeln einfach als einen queren, von einer Flosse zur anderen hinziehenden Muskel betrachten kann. Die geringere Leistungsfähigkeit bringt aber eine Reduktion mit sich. So sehen wir auch an diesem Muskel dass seine Fasern nicht mehr bis zu den Flossenstrahlen reichen und dass trotz seiner Verbreitung nach hinten eine bedeutende

Rückbildung vorliegt. Es ist kein eigentlicher Muskel mehr, sondern ein Geflecht durch einander verlaufender Fasern, deren Wirkung nur eine minimale sein kann.

Es bleibt nur noch eine Muskelgruppe von Polypterus, deren Vertreter wir bei Amia und Lepidosteus aufsuchen müssen: nämlich die tief gelegenen, vom Septum zum lateralen Rande des Beckenknochens verlaufenden Fasern. Ich habe dieselben weder bei Amia noch bei Lepidosteus auffinden können. Indessen ist sehr wahrscheinlich, dass diese Fasern bei Polypterus selbst in Rückbildung begriffen sind, da wir sie, wie aus dem vergleichenden Theile dieser Untersuchung folgen wird, bei den Selachiern in mächtiger Ausbildung fanden.

β) Dorsale Muskeln.

Wie bei den Haien und Knorpelganoiden gestaltet sich die Muskulatur der dorsalen Fläche der Gliedmaße einfacher als die ventrale. Sie unterliegt bei den drei untersuchten Knochenganoiden keinen besonderen Differenzirungen, sondern ist bei allen im Wesentlichen gleich gestaltet. Wir können sie desshalb im Allgemeinen charakterisiren und auf die jeder Gattung zukommenden Eigenthümlichkeiten hinweisen.

Während wir auf der ventralen Fläche meist nur unvollkommen geschiedene Muskelschichten antrafen, begegnen uns hier gesonderte Schichten, von welchen die eine als oberflächliche, die andere als tiefe Schicht bezeichnet werden kann. Beide Schichten sind nicht nur ihrer Lage nach verschieden, sondern haben auch verschiedenen Ursprung. Die oberflächliche Schicht entspringt lediglich von der äußeren Fascie der Seitenmuskeln, die tiefe aber nimmt ihren Ursprung von der dorsalen Fläche des Beckenknochens in seinem ganzen Umfange. Beide Schichten hängen peripherisch zusammen und finden ihren Ansatz an der dorsalen Lage der Flossenstrahlen, und zwar wie auf der ventralen Fläche an deren umgebogenen medialen Enden.

Bei Amia besteht die oberflächliche Schicht aus zwei diskreten Lagen, welche wir wie bei Chimaera als Portio prima und secunda bezeichnen wollen. Die erstere ist oberflächlich gelagert und stellt wie Fig. 13 *pp* zeigt einen dreieckigen Muskel vor, dessen sämmtliche Fasern abwärts gerichtet sind. Die Ursprungslinie ist wie bei den Haien ein distal konvexer Bogen. Allmählich konvergirend,

sammeln sich die Fasern der Portio prima zu einem ziemlich dicken Bauch und setzen sich an die fünf medialen Flossenstrahlen fest. Ganz auf die nämliche Art gestaltet sich die Portio prima auch bei Lepidosteus, nur dass sie bedeutender ausgedehnt erscheint. Bei Polypterus hingegen scheint sie sehr gering entwickelt. Löst man die Portio prima zugleich mit der Fascia externa der Seitenmuskeln ab, so tritt uns bei Amia der Ansatztheil der Portio secunda und der tiefen Schicht entgegen. Wir sehen (Fig. 14) wie der Ansatztheil der letzteren von einem von den Seitenmuskeln gebildeten Bogen (Fig. 14 *arc*) bedeckt ist. Der zwischen dem vorderen Rande dieses Bogens und den drei lateralen Knochenstrahlen sich befindende Raum aber war, wie Fig. 13 uns zeigte, von einer dünnen Fascie bedeckt, welche von dem vorderen Rand der Portio prima sich kontinuirlich zu den drei lateralen Knochenstrahlen und dem vorderen Rande des erwähnten Bogens erstreckte.

Die bei Amia vorhandene Portio secunda der oberflächlichen dorsalen Schicht ist bedeutend umfangreicher als die Portio prima. Sie nimmt ihren Urprung ebenfalls von der Fascia externa aber erst aus der Tiefe des von dem Seitenmuskel gebildeten Bogens. Dieses Verhältnis kommt nun dadurch zu Stande, dass die Fascia externa um den Seitenmuskel nach innen umbiegt, derart, dass sie auf Fig. 15 an dem, am Seitenmuskel ausgeführten Schnitte in doppelter Lage erscheint, sowohl außen als auch innen. Von ihrem inneren Blatte (Fig. 15 *tfex*) entspringt nun die Portio secunda (*ps*). Der hintere Rand der letzteren liegt genau unter dem hinteren Rande der Portio prima und ihr Ursprung befindet sich an seinem hinteren Theile unter dem Ursprungsbogen der Portio prima. Aus Fig. 15 ist aber ersichtlich, dass der Ursprung der Portio secunda weiter nach vorn, fast bis zum vorderen Ende des Beckenknochens reicht (vgl. Fig. 13 u. 15).

Am vorderen Theile stellen die Fasern der Portio secunda keine größeren Bündel vor. Sie verlaufen wie diejenigen der Portio prima von oben (dorsal) nach unten (ventral) zu den Flossenstrahlen. Nach vorn zu ändert sich ihr Verlauf ganz allmählich. Sie schlagen nach und nach die Richtung von vorn nach hinten ein, bis sie schließlich mit der tiefen Schicht (*Spd*) parallel ihre Ansatzpunkte erreichen. Diese oberflächlichen Schichten verhalten sich bei Lepidosteus in so fern etwas anders, als die beiden Lagen von Amia hier nicht unterschieden werden können. Die bei Amia als Portio prima bezeichnete Lage dehnt sich bei Lepidosteus ganz eben so weit nach vorn

aus wie die Portio secunda. Der der Portio prima homologe Theil umfasst auch beim Ansatze alle Enden der dorsalen Flossenstrahlen (den Randstrahl ausgenommen), verhält sich also auch in dieser Hinsicht anders als bei Amia.

Bezüglich der oberflächlichen dorsalen Schicht von Polypterus, kann ich nichts Bestimmtes angeben, da ich nicht vermochte, sie von dem Integumente abzutrennen, was allerdings mit der sehr unbefriedigenden Konservirung der Exemplare zusammenhängen mag.

Die tiefe dorsale Schicht ist hauptsächlich am lateralen Rande des Beckenknochens entwickelt (siehe Fig. 15 *Spd*). Sie ist hier nicht von der oberflächlichen bedeckt und bildet einen dicken Muskelbauch, dessen Fasern direkt nach hinten verlaufen und an ihrem Ansatztheile sehnig werden, an welche Sehnen sich theilweise auch die Fasern der oberflächlichen Schicht anheften. Durch die Ansatzsehne des Seitenmuskels (Fig. 15 *as*) ist diese dorsale Schicht von der tiefen ventralen geschieden. Sie kann aber dermaßen mächtig entwickelt sein (Amia), dass sie ventralwärts über die von der tiefen ventralen Schicht gebildete Fläche prominirt. Nach Entfernung der Seitenmuskeln und ihrer an den lateralen Rand des Beckenknochens sich ansetzenden Sehne, kann der laterale Rand der tiefen dorsalen Schicht auch von der ventralen Fläche aus sichtbar gemacht werden. Nur bei Polypterus zeichnet sich diese Schicht durch keine besondere Mächtigkeit aus. Bei letzterem entspringen auch von der dorsalen Fläche der Ossa matatarsalia kleine Muskeln, welche sich ganz eben so verhalten, wie diejenigen auf der ventralen Fläche.

Was nun den Ansatz der Seitenmuskeln an die Gliedmaßen anbetrifft, so findet derselbe bei Amia und Lepidosteus nicht nur an Skelettheilen statt, sondern geht, wie wir sahen, auch auf die ventrale Fläche der ventralen Muskeln über.

Unterhalb der oberflächlichen dorsalen Schicht vereinigen sich die beiden Seitenmuskelfascien. Am vorderen Theile des Beckenknochens fehlt dieser Befund. Hier entsenden die Seitenmuskeln eine derbe Sehne, welche zwischen den dorsalen und ventralen Muskellagen in die Tiefe eindringt und sich in der ganzen Länge der lateralen Leiste des Beckenknochens festheftet. Eine dünne Lage der Seitenmuskeln erstreckt sich jedoch weiter auf die ventralen Gliedmaßenmuskeln und geht in die beschriebene letztere bedeckende Aponeurose über. Dieses Verhalten ist weniger bei Amia, mehr bei Lepidosteus ausgeprägt (vergl. Fig. 8 u. 9). Da der Ansatz an den lateralen Beckenknochenrand schon bei Polypterus vorhanden war

und einen einfacheren Zustand als bei Amia und Lepidosteus repräsentirt, so muss das weitere Erstrecken der Seitenmuskeln auf die Muskeln der Gliedmaße bei den letztgenannten Gattungen als ein sekundärer Vorgang beurtheilt werden.

c) Nervensystem[1].

Die Untersuchung des Nervensystems der hinteren Gliedmaße der Knochenganoiden bietet so erhebliche technische Schwierigkeiten, dass ich es nur bei Lepidosteus vermochte die ventralen Äste bis zu ihrer Auflösung in den Gliedmaßenmuskeln zu verfolgen. Indessen reichten schon diese Beobachtungen aus, um die Befunde bei Amia verstehen zu können. Was Polypterus betrifft, so wurden bei demselben nur vereinzelte Beobachtungen gemacht.

Die, die Muskeln der Gliedmaße von Lepidosteus versorgenden ventralen Äste liegen, eben so wie die übrigen, unmittelbar unter der Fascia interna, welche nach innen hin vom äußerst dünnen Peritoneum überzogen ist. Jeder ventrale Ast verläuft unmittelbar hinter einem Ligamentum intermusculare in dem ihm entsprechenden Myocomma. Sowohl die weiter vorn als auch die hinten gelegenen Nerven verlassen das ihnen zukommende Gebiet nicht. Eben so lassen sich keine Anastomosen zwischen ihnen entdecken. Jeder ventrale Ast giebt, noch an seiner proximalen Hälfte, einen oder zwei Äste ab, welche sich in die Tiefe der Seitenmuskeln begeben. Distalwärts werden die abgehenden Äste allmählich dünner und schließlich löst sich auch der Stamm in feine Zweige auf, welche sich sämmtlich in das Muskelfleisch des betreffenden Myocomma einsenken. Schon der erste vor dem ersten Gliedmaßennerven gelegene ventrale Ast verhält sich anders. Wir sehen in Fig. 16 wie er sich peripherisch in zwei Äste spaltet, von welchen der hintere das hinter ihm gelegene Myocomma durchbohrt (Fig. 16 *a*) um mit einem nach vorn gerichteten Aste des ersten Extremitätennerven (13) zu anastomosiren, wobei mehrere Ästchen dem Seitenmuskel abgegeben wer-

[1] Was die Litteratur über die Nerven der hinteren Gliedmaße der Fische angeht, so beziehen sich alle Angaben in den größeren Werken (Cuvier und Cuvier-Valenciennes, Cuvier-Meckel, Meckel, Joh. Müller, Stannius und Dumeril, etc.) entweder auf das centrale Nervensystem, oder auf das peripherische Nervensystem der Selachier, Sturionen oder Knochenfische. Über unseren Gegenstand sind mir keine Notizen bekannt.

den (*z*). Der erste Gliedmaßennerv (der 13. ventrale Ast[1]) schlägt aber schon in seinem proximalen Theile die Richtung nach hinten ein, bleibt jedoch noch eine Strecke weit innerhalb seines Myocomma. Bald jedoch nähert er sich dem nächst hinteren Zwischenbande, das er durchbohrt, empfängt hier einen Ast des 14. Ramus ventralis, worauf er einen nach vorn gerichteten Zweig dem Seitenmuskel abgiebt (*z*²), verlässt jedoch die Richtung nach hinten nicht, sondern durchbohrt auch die zwei folgenden Zwischenbänder. Auf diese Weise gelangt er zum lateralen Rande des Beckenknochens. Auf seinem Verlaufe giebt er noch einen Ast dem 14. Ramus ventralis ab (*γ*). Der 14. ventrale Ast hat fast denselben Verlauf wie der 13., nur dass er bloß zwei Zwischenbänder zu durchbohren hat. Am Beckenknochen verbindet er sich mit dem 15. Ramus ventralis und bildet mit demselben einen dicken Stamm (*St*). Der 15. Ramus ventralis durchbohrt endlich noch vor seiner Vereinigung mit dem 14. das nächst hintere Ligamentum intermusculare, worauf dann der 16. das ihm ursprünglich zukommende Myocomma nicht mehr verlässt, was auch bei den drei folgenden Nerven (IV, V, VI) der Fall ist. Der 20. ventrale Ast theilt sich nicht weit vom Beckenknochen in zwei Äste, von welchen der vordere das vor ihm gelegene Zwischenband durchbohrt, der hintere sich mit Ästen verbindet, welche ihm von den zwei weiter hinten gelegenen Rami ventrales zugeführt werden, welch' letztere sowohl mit ihren nach hinten als den nach vorn gerichteten Ästen ebenfalls die Ligamenta intermuscularia durchsetzen. Wir erkennen also aus dem Verhalten der ventralen Äste zu den Myocommata, dass bei Lepidosteus ein Konvergiren der Nerven zum Beckenknochen stattfindet und zwar sowohl vor als auch hinter demselben. Ohne auf die specielle Beschreibung einzelner Äste, über welche uns am besten die getreue Abbildung orientiren wird, einzugehen, ist ihr Verhalten im Allgemeinen folgendes: Der 13. R. v. fließt an seinem Ende mit einem Aste zusammen, welcher von dem durch die Vereinigung der 14. und 15. Rami ventrales entstandenen Stamme abgeht und welcher von dem 16. R. v. noch einen feinen Zweig empfängt. Auf diese Weise entsteht ein ansehnlicher Nerv (*z*¹), welcher mit dem Verlauf auf die

[1] Auf der Fig. 16 ist die Reihenzahl der ventralen Äste der Spinalnerven mit arabischen Zahlen angegeben, während die tiefer stehenden römischen Zahlen die zur Gliedmaße in Beziehung stehenden Nerven (Gliedmaßennerven) andeuten.

dorsale Fläche der tiefen dorsalen Muskelschicht[1] sich zu einem breiten durchsichtigen Bande gestaltet, am medialen Rande jener Schicht noch einen, vom Stamm der 14. u. 15. Rr. vv. abgehenden Ast und den Stamm des 17. R. v. in sich aufnimmt und dann zur ventralen Fläche des Beckenknochens umbiegt. Er kommt also hier zwischen die Fasern der Pars media zu liegen, giebt derselben sogleich einige Äste ab, senkt sich jedoch in die Pars profunda ein, in welcher ich ihn eine Strecke weit noch habe verfolgen können (siehe Fig. 17 v^1). Er zerfällt bald in mehrere feine Zweige, deren weiterer Verlauf sich der makroskopischen Untersuchung entzieht. Während seines Verlaufes auf der dorsalen Muskulatur der Gliedmaße giebt er keine Äste ab (vergl. Fig. 16 v^1), ist also *ein ausschließlich für die ventralen Muskeln bestimmter Nerv*. Wir wollen ihn als ersten ventralen Ast der Extremitätennerven bezeichnen.

Aus den vier vorderen Extremitätennerven entsteht aber noch ein zweiter Nerv, welcher die Elemente vom 13. R. v. wahrscheinlich durch den Verbindungszweig desselben zum 14. R. v. empfängt. Es setzen ihn zusammen 1) der eigentliche Stamm des 16. R. v. und 2) ein Ast des aus dem 14. und 15. Rr. vv. entstandenen Nerven. Der so gebildete Stamm wird ebenfalls sehr breit, verläuft aber nicht auf die dorsale Fläche der tiefen dorsalen Muskulatur, sondern senkt sich sofort in dieselbe ein wo er sich auch verästelt. Er scheint sich indessen hauptsächlich in der tiefen dorsalen Schicht aufzulösen (Fig. 15 d^1). Es ist somit ein für die dorsalen Muskeln bestimmter Nerv (R. dorsalis I). Der 17. Ramus ventralis giebt außer dem langen Aste zum ersten ventralen Gliedmaßennerven noch mehrere Zweige ab, welche sich scheinbar alle in der tiefen dorsalen Schicht auflösen. Der 18. und 19. Ramus ventralis spaltet sich je in zwei Zweige, von welchen der eine zur dorsalen, der andere, auf demselben Wege wie die betrachteten ventralen Äste, auch zur ventralen Muskulatur tritt. Etwas abweichend verhält sich der 20. Ramus ventralis. Er sendet einen Ast zum ventralen Zweige des 19. Nerven. Sein nach hinten gerichteter Ast (ε) verbindet sich mit den Ästen des 21. und 22 Rr. vv. und begiebt sich zum medialen hinteren Winkel des Beckenknochens, wo er medianwärts umbiegt, um sich zwischen die beiden Reihen der Knochenstrahlen einzusenken.

[1] Auf der Figur ist der Umriss der dorsalen Fläche des Beckenknochens skizzirt, wobei man sich vorstellen muss, dass die auf dieser Fläche verlaufenden Nerven auf der Fascia externa lagen, welche im Bereiche der Gliedmaße unter den dorsalen tiefen Muskeln liegt.

Hier verläuft er eine Strecke weit quer zum lateralen Rande, giebt viele sehr feine Zweige ab, welche sich ziemlich weit nach hinten zwischen den beiden Reihen der Flossenstrahlen verfolgen lassen (Fig. 17 d^4)[1].

Eigenthümlich ist das Verhalten der beiden letzten Nerven, nämlich des 21. und 22. ventralen Astes. Den nach vorn gerichteten mit dem Ast des 20. Ramus ventralis sich verbindenden Zweig haben wir schon betrachtet. Von demselben geht noch ein Nerv ab, welcher quer unter den vom 22. Ramus ventralis zum hinteren Aste des 20. Ramus ventralis entsendeten (*y*) Verbindungszweig verläuft (*x*), ohne sich mit demselben zu verbinden und fließt dann mit einem von dem Aste des 21. und 22. Ramus ventralis gebildeten Längsstämmchen zusammen (*Lgv*). Letzteres entsteht von einem nach hinten gerichteten Aste des 22. Ramus ventralis, nimmt einen Zweig des vorderen, sich noch mit dem hinteren Aste des 21. R. v. verbindenden Astes desselben Nerven auf, verläuft direkt nach hinten und begiebt sich zum medialen hinteren Winkel des Beckenknochens, worauf er sich in die Fasern der Pars media einsenkt.

Da die dorsale Fläche der Gliedmaße an ihrem vorderen Theile sammt ihren Muskeln nicht den Seitenmuskeln aufliegt, sondern auf den hier über einander liegenden Fascien sich befindet, so verlaufen auch die vordersten ventralen Äste der Extremitätennerven zwischen diesen Fascien, die dorsalen Äste aber durchsetzen die äußere Fascie, um zu den von ihnen versorgten Muskeln zu gelangen. Dies geschieht bei den ventralen Ästen nur am medialen Rande des Beckenknochens.

Bei Amia verhalten sich die Nerven ähnlich. Der erste Extremitätennerv ist der 19. ventrale Ast der Spinalnerven. Daran schließen sich 8 Nerven, welche sich alle in den Muskeln der Gliedmaße auflösen. Wie bei Lepidosteus bildet jeder einen ventralen und dorsalen Ast und ihr Verhalten zum Beckenknochen ist auch das nämliche. Die Anastomosen zwischen den ventralen Ästen der Glied-

[1] Bei den Knochenfischen kommen ähnliche Verhältnisse der letzten (hinteren) Gliedmaßennerven vor. Sie sind von älteren Autoren beobachtet worden. So heißt es bei Cuvier-Meckel: »In den Grätenfischen, wie z. B. dem Wels, schicken die Rückenmarkspaare, welche sich in den Zwischenrippenmuskeln vertheilen, Fäden ab, die sich zu den Muskeln der Flosse begeben. Einige davon können deutlich bis zu der Membran verfolgt werden, welche die Strahlen bekleidet«. Vorlesungen über vergl. Anat. von Cuvier. Übersetzt von Meckel. Leipzig 1809. Zweiter Theil pag. 275.

maßennerven sind außerordentlich zahlreich und bilden auf der dorsalen Fläche der tiefen dorsalen Muskelschicht einen Längsstamm, von welchem erst die peripheren Endzweige ausgehen. Die beiden hinteren Nerven stehen hier wie bei Lepidosteus in Beziehung zu dem sekundären Flossenskelete, bilden aber mit den weiter hinten gelegenen Nerven keine Anastomosen. Das Verhältnis der Rr. vv. der Spinalnerven zu den Myocommata ist jedoch etwas von dem bei Lepidosteus verschieden, indem bei Amia außer dem letzten Gliedmaßennerven alle übrigen die hinter ihnen gelegenen Ligamenta intermuscularia durchbohren. Dieses Verhalten wird dadurch verständlich, dass die Zwischensehnen der Seitenmuskeln eine viel mehr nach vorn zu gewendete Richtung einschlagen als bei Lepidosteus. Die Beschreibung der näheren Verhältnisse eines jeden Gliedmaßennerven kann unterbleiben, zumal da dieselben sehr variabel sind.

---

2) Vergleichender Theil.

a) Vergleichung der untersuchten Knochenganoiden unter sich.

Was zunächst das Skelet betrifft, so ist besonders das Verhalten des vorderen Endes und die Verbindung der beiden als Beckenknochen bezeichneten Theile wichtig. Während bei Polypterus die beiden Knochen in einer Ebene lagen, vorn vermittels der bekannten Knorpelstücke zusammenhängend, findet bei Amia und Lepidosteus eine Überlagerung der beiden Knochen an ihrem Vorderende statt. Wir haben im letzteren Falle unzweifelhaft einen sekundären Vorgang, welcher sich von den Befunden bei Polypterus ableiten lässt. Erwägt man den Umstand, dass die Knorpelstücke von Polypterus weder als Ansatz noch als Ursprungsstätte etwaiger Muskeln dienen, und für das Zusammenhalten der beiderseitigen Gliedmaßen nur von minimaler Bedeutung sein können, so ist ihr Schwinden, eben durch den Nichtgebrauch, bei Amia und Lepidosteus erklärlich. Wir haben aber Grund anzunehmen, dass diese Stücke selbst bei Polypterus früher mächtiger, als wir sie antrafen, entwickelt waren. Den Anlass hierzu giebt das sporadische Vorkommen eines dritten unpaaren Stückes und überhaupt ihre variirende Form und Größe. Das allmähliche Rudimentärwerden dieser Knorpelstücke musste nothwendig eine Annäherung der

beiderseitigen Beckenknochen nach sich ziehen. Sie hängen dann durch keine Skelettheile mehr zusammen, ihre gegenseitige Fixirung leistete das Bindegewebe. Da ihre medialen Ränder für die festere Verbindung eine zu geringe Fläche darboten, griff eine Überlagerung der beiden Knochen Platz. In embryonalen Zuständen muss es aber noch unentschieden sein, welcher der beiden Knochen auf den anderen zu liegen kommt, da wir bei Amia sowohl den linken auf dem rechten als auch umgekehrt liegen sahen.

An dem Beckenknochen ist uns ferner die verschiedene Größe so wie sein Relief von Bedeutung. Bei Polypterus ist er klein und vollständig plan, bei Amia bedeutend größer, aber nur mit einer sehr wenig erhabenen und kurzen Leiste ausgestattet. Bei Lepidosteus hingegen erreicht er unter den Knochenganoiden seine größte Differenzirung. Der viel stärker gebaute Knochen besitzt zwei lange und hohe Cristae und erscheint zum Ansatz bedeutenderer Muskeln geeigneter als bei Amia. Diese Thatsachen sind von Bedeutung für das Verständnis des Verhältnisses des Beckenknochens zu den Ossa metatarsalia, welches, wie wir schon aus den Figuren ersehen, ein umgekehrtes ist. *Je vollkommener die Ausbildung des Beckenknochens, desto rudimentärer sind die Mittelfußknochen.* Ihre Reduktion erfolgt von außen nach innen zu. Bei Amia und Lepidosteus ist der innerste Mittelfußknochen ossificirt, die anderen drei erhalten sich als unansehnliche Knorpelstücke, welche zuweilen mit einander verschmelzen können.

Bei Polypterus ist die Reduktion ebenfalls eingeleitet, indem das laterale Stäbchen das kleinste ist und nach den Beobachtungen Agassiz' sogar knorpelig bleiben kann [1]. Zwischen den distalen Enden der beiden äußeren Mittelfußknochen fehlt das zwischen dem 2. u. 3., 3. u. 4 vorhandene Knorpelchen.

Wir sehen also, dass die Reduktion sich nicht nur in einer Verkürzung der Ossa metatarsalia, sondern auch in der mangelnden Ossifikation offenbart.

Um das Rudimentärwerden dieser Gebilde zu verstehen, müssen wir die Muskeln zur Hilfe nehmen und das Verhältnis der Mittelfußknochen zu den Strahlen des sekundären Flossenskeletes aus einander setzen. Bezüglich des letzteren sahen wir was auch Agassiz auf seiner Abbildung des Skelets von Polypterus richtig darstellt [2].

[1] Op. cit. Bd. II pag. 45.

[2] Rech. sur l. poiss. foss. Atlas Tom. II Tab. c. Neuchâtel 1833—43.

dass die proximalen Enden der Flossenstrahlen nur die distalen Epiphysen der Ossa metatarsi des Polypterus umfassen, ein Umstand, welcher es ermöglicht, dass Muskeln von den Mittelfußknochen entspringen und sich an die Knochenstrahlen festheften. Bei Amia und Lepidosteus reichen aber die Flossenstrahlen bis zur distalen Epiphyse des Beckenknochens. Die physiologische Leistung der Mittelfußknochen kann nach dem anatomischen Thatbestand nur zweierlei Art sein: sie dienen erstens zum Ursprung der Muskeln, deren Wirkung um so nöthiger ist, je geringer die übrigen Muskeln der Gliedmaße entwickelt sind. Zweitens besteht ihre Funktion noch darin, dass sie für die Extension und Flexion der eigentlichen Flosse, welche bei Polypterus fast um die ganze Länge der Metatarsalknochen von dem hinteren Beckenknochenende entfernt ist, eine feste Stütze geben. Es ist einleuchtend, dass die Entwicklung der Metatarsalmuskeln in umgekehrtem Verhältnis zu den übrigen Muskeln der Gliedmaße stehen muss. Gewinnen Letztere die Überhand, welche sie unstreitig schon bei Polypterus haben, so müssen die Matatarsalmuskeln in gleichem Maße sich rückbilden. Die bedeutende Volumzunahme des Beckenknochens bei Amia und Lepidosteus gewährt den von demselben entspringenden Muskeln eine größere Oberfläche; in Folge dessen die mächtige Entwicklung derselben, welche das Schwinden der Metatarsalmuskeln, zugleich aber auch das Verkümmern der Metatarsalknochen nach sich zogen. Letztere wurden also nach und nach kürzer, welcher Vorgang die Annäherung des sekundären Flossenskeletes an den Beckenknochen zur Folge hatte. *Somit wird die ganze Umgestaltung des Skeletes durch die Vergrößerung der Oberfläche am Beckenknochen eingeleitet, welche bei Lepidosteus durch die Ausbildung zweier bedeutenden Leisten unter den Knochenganoiden die höchste Stufe erreicht.*

Nicht minder interessant sind die Verschiedenheiten der Muskulatur selbst. Aus dem so einfachen Bau bei Polypterus, bei welchem wir außer den zwei großen Gruppen der dorsalen und ventralen Muskeln, noch keine gesonderten Schichten unterscheiden konnten, gestaltet sich die um vieles komplicirtere Anordnung von Amia und Lepidosteus. Die Vergleichung der beiden Letztgenannten mit Polypterus ergiebt eine Divergenz der Formen in Bezug auf ihre Gliedmaßenmuskeln. Während bei Amia die beiderseitigen oberflächlichen ventralen Schichten median noch vermittels des Septums zusammenhängen, sind sie bei Lepidosteus aus einander gewichen.

Die oberflächliche dorsale Muskulatur verhält sich aber bei Lepidosteus einfacher als bei Amia.

Das Auseinanderweichen der ventralen Schicht bei Lepidosteus ist schon bei Amia und Polypterus eingeleitet, indem die Hauptmasse der Fasern der oberflächlichen Schicht nicht mehr vom Septum, sondern von der Fascia externa, zwischen dem Septum und dem medialen Beckenknochenrande, entspringt. Mit dem Übergewicht der Pars media über die Pars superficialis musste letztere sich rückbilden. Dass dieser Vorgang stattgefunden hat, ist schon aus dem Grunde klar, dass die vom Septum kommenden Fasern eine nur sehr geringe Wirkung auf die Beugung der Flossenstrahlen ausüben können, da sie mit denselben nicht in einer geraden Linie gelegen sind, sondern einen stumpfen Winkel mit ihnen bilden. Bei der Zusammenziehung muss die Pars superficialis die proximalen Enden der medialen Strahlen nicht nur beugen, sondern auch etwas adduciren, eine Wirkung, die für die Flosse von keinem Belang ist. Umgekehrt verhält es sich mit der Pars media. Ihre Fasern verlaufen mit jenen der Pars profunda fast parallel und müssen eine den letzteren gleiche Wirkung ausüben. Viel schwieriger ist es, sich klar zu machen, wie es kommt, dass die Pars superficialis sich bei Lepidosteus so weit nach hinten erstreckt. Wir werden vielleicht bei den Physostomen Anknüpfungspunkte gewinnen, welche uns eine Erklärung dieses Vorganges gestatten.

Dieselben Kausalmomente treten uns auch an der oberflächlichen dorsalen Schicht entgegen. Die der Portio prima von Amia homologen Fasern des Lepidosteus können die Flossenstrahlen nur heben, eine Wirkung, welche von keiner Bedeutung für die Flosse sein kann. Sie haben sich bei Amia von der Portio secunda abgetrennt und sind an ihrem vorderen Theile rudimentär geworden.

Ein nicht unwichtiger Punkt bleibt uns noch im Ansatz und im Verhältnis der Seitenmuskeln zu den Muskeln der Gliedmaße. Bei Polypterus ist wiederum der einfachste Zustand vorhanden. Die Seitenmuskeln gehen in eine Sehne über, welche sich an den lateralen Rand des Beckenknochens anheftet. Bei Amia erstrecken sich die vor der Gliedmaße gelegenen Seitenmuskeln über ihre Ansatzstelle hinaus, verlaufen auf die ventrale Fläche der Flossenmuskeln, welche sie mit ihrer Fascie bedecken. Stellt man sich vor, dass die Oberfläche der ventralen Gliedmaßen aponeurotisch war, wie sie z. B. bei den Sturionen ist und auch zum Ansatz der Seitenmuskeln sowohl vorn als auch hinten diente, so erklärt sich dieses Verhalten

auf eine sehr einfache Weise. Von beiden Seiten, besonders aber vorn, griff der Ansatz immer weiter, bis er den Zustand von Amia und Lepidosteus erreicht hatte. Dass sich später diese Aponeurose von den Gliedmaßenmuskeln ablöste, ist leicht begreiflich. Der Zusammenhang mit denselben lässt sich aber jetzt noch dadurch erkennen, dass Muskelfasern von dieser Aponeurose entspringen, wie z. B. die oberflächlichen Fasern der Pars media bei Amia. Dieser Vorgang ist jedenfalls zusammenzubringen mit der immerhin lockeren Verbindung der beiden Beckenknochen unter einander. Sowohl durch den Ansatz der Seitenmuskeln an das Skelet, als auch durch die eben betrachtete Aponeurose wird die nöthige Fixirung gewährt.

Die geringen Verschiedenheiten im Verhalten der Nerven der Hintergliedmaße von Amia und Lepidosteus verdienen es nicht unter sich verglichen zu werden. Erst die Vergleichung mit tiefer stehenden Formen bietet Interesse. Ehe wir aber zu derselben übergehen, ist zu konstatiren, *dass aus der obigen Auseinandersetzung für Polypterus ein primitives Verhalten sowohl im Skelet als auch in den Muskeln gegenüber Amia und Lepidosteus sich herausstellte.* Uns kommt es also jetzt nur darauf an Polypterus mit den Selachiern und Stören zu vergleichen um die Befunde auch bei den übrigen untersuchten Knochenganoiden verstehen zu können.

b) Vergleichung der untersuchten Knochenganoiden mit Selachiern und Sturionen.

Bei Betrachtung des Skeletes entsteht zunächst die Frage, ob der allgemein als Beckenknochen bezeichnete Skelettheil auch wirklich dem Becken der Selachier und der Sturionen homolog sei? Wenn Letzteres der Fall, drängt sich die Frage nach dem Basale metapterygii und den Radien auf. Hätten wir für unsere Vergleichung das Skelet allein, so wären die aufgeworfenen Fragen kaum zu lösen. Wir hätten im günstigsten Falle nur sagen können, dass eben einer der die Hintergliedmaße der Haie konstituirenden Theile bei den Knochenganoiden fehlt. Ziehen wir aber Muskeln und Nerven zu unserer Vergleichung, so kommen wir zu anderen Resultaten. Was die Muskeln angeht, so ist es aus dem Verhalten der ventralen Nervenäste unzweifelhaft, dass die beiden Gruppen, dorsale und ventrale Muskeln, den gleichnamigen der Haie homolog sind. Nehmen wir nun an, dass der Beckenknochen von Polypterus das Basale metapterygii der

Selachier ist, so finden wir fast alle bei Heptanchus vorhandenen Muskelschichten bei Polypterus vertreten[1]. Die oberflächliche ventrale Schicht des Heptanchus verhält sich ganz eben so wie die des Polypterus. Sie entspringt vom medialen Septum und verläuft, ohne mit dem Beckenknochen in Beziehung zu stehen zu den Strahlen des sekundären Flossenskelets. Die septobasale Schicht von Heptanchus ist durch die tiefe Lage der vom Septum kommenden, sich an den medialen Rand des Beckenknochens festsetzenden Muskeln repräsentirt. Die basioradiale Schicht endlich ist hier durch die vom Beckenknochen entspringenden Fasern vorgestellt. Die von den Ossa metatarsalia entspringenden, bei den Haien nicht vorhandenen accessorischen Zipfel finden ihre Homologa bei Chimaera, wo sie sich eben so wie bei Polypterus[2] verhalten.

Über die dorsale Muskulatur brauchen wir Nichts hinzuzufügen, da sie sich bei Amia und Lepidosteus, wahrscheinlich auch bei Polypterus eben so wie bei den Selachiern verhält. Die bei Amia vorhandene Sonderung der oberflächlichen Schicht in zwei Strata ist eine Differenzirung, welche wir schon bei Chimaera, bei welcher diese Schicht in drei Lagen zerfallen war, kennen gelernt haben[3]. Was die Nerven angeht, so stimmen sie zuerst mit den Haien darin überein, dass sie sich zu dem Beckenknochen gerade so verhalten wie bei jenen zum Basale metapterygii[4]. In beiden Fällen ist das Letztere das Hauptziel der Extremitätennerven, welche sich hier am Beckenknochen, da am Basale in ihre dorsalen und ventralen Äste spalten, sich hauptsächlich im Umfang dieser beiden Skelettheile verästeln und verbinden, und keiner der ventralen Äste derselben durchbohrt die genannten Theile um auf die ventrale Fläche zu gelangen. Bei den Knochenganoiden müssen die ventralen Äste sogar einen weiten Weg quer über die dorsale Fläche des Beckenknochens zurücklegen, um, wie bei den Haien, von der medialen Seite aus zu den von ihnen innervirten Muskeln zu gelangen.

Aus der Vergleichung der Nerven und Muskeln geht also hervor, dass der als Beckenknochen von Polypterus bezeichnete Skelettheil dem Basale metapterygii der Haie homolog ist. Indessen können wir

---

[1] Vergleiche das von mir im I. Theile gegebene Schema des Verlaufes der Muskeln von Heptanchus. Op. cit. pag. 458; auch die betreffende Abbildung Taf. XXIX Fig. 11.

[2] Siehe I. Theil. Fig. 18 Taf. XXIX.

[3] Siehe I. Theil. Fig. 20, 21, 22 Taf. XXX.

[4] Siehe I. Theil. Fig. 13 und 15.

diese Vergleichung erst dann als festgestellt betrachten, wenn wir die anderen, die Gliedmaßen der Haie bildenden Theile bei Polypterus aufgefunden haben.

Die Radien bieten uns keine Schwierigkeiten, wir erkennen dieselben sofort in den Metatarsalknochen des Polypterus, welche unter den Knochenganoiden allein noch die den Endgliedstückchen der Selachier homologen Knorpel zwischen ihren distalen Enden tragen. Schwieriger ist die Nachweisung des eigentlichen Beckens. Als dieses kann nichts Anderes gelten, als die am vorderen Ende des Basale von Polypterus gelegenen Knorpelstücke. So befremdend es auch erscheint in diesen so reducirten, schmächtigen Knorpeln das mächtig entwickelte Becken der Selachier und Knorpelganoiden zu sehen, so können diese Stücke nach sorgfältiger Prüfung doch nicht anders beurtheilt werden. Zuerst entsteht die Frage: wie es kommt, dass von diesen Knorpelstücken, wenn sie wirklich das Becken vorstellen, gar keine Muskeln entspringen und wesshalb wir bei Polypterus den das Becken durchbohrenden ventralen Ast des ersten Extremitätennerven, der bei keinem untersuchten Selachier oder Knorpelganoiden fehlte, vermissen? Bezüglich der Muskeln ist zu versuchen, ob nicht bei den Selachiern selbst Zustände zu finden sind, welche als Übergangsstadien zu den Befunden von Polypterus gedeutet werden könnten. Bei Heptanchus, Scyllium, Galeus, Triakis etc. fanden wir die ganze ventrale Fläche des Beckens von Muskelursprüngen eingenommen. Anders bei Acanthias[1], welcher die größere Hälfte des Beckens frei zu Tage zeigte, während die Muskelurspünge die hintere geringere Hälfte in Anspruch nahmen. Stellt man sich nun vor, dass das Becken selbst einer bedeutenden Reduktion unterliegt, und dass das, bei Acanthias eingeleitete Verhalten noch weiter fortschreitet, so werden wir schließlich das Becken ganz frei von Muskelursprüngen finden. Dieser Vorgang ist natürlich als ein ganz allmählicher anzusehen, indem die vom Septum entspringende Muskulatur nach und nach das Übergewicht über die vom Becken herkommende gewann.

Was die zweite Frage betrifft, so erledigt sie sich auf eine sehr einfache Weise, indem sie wiederum schon bei den Haien ihre Lösung findet. Bei Acanthias und Heptanchus waren zwei solche Nervenkanäle. »Nicht selten aber, wie aus dem Verlaufe der bezüglichen Nerven ersichtlich ist, kommen Verschmelzungen beider

[1] Siehe I. Theil. Fig. 12 Taf. XXIX.

Löcher zu einem einzigen, größeren zu Stande (Galeus). Häufig kommt auch eines derselben, durch Verschmälerung der Beckenplatte von vorn nach hinten, zum vollständigen Schwinden; wie z. B. bei Scyllium«[1]. Das wichtige Ergebnis dieser Beobachtung besteht darin, dass *die Anzahl der Nervenkanäle am Becken durch seine Größe bestimmt ist.* Fanden wir doch an dem Becken von Polyodon drei solche Löcher. Es ist nun begreiflich, dass mit dem weiteren Fortschreiten der Verschmälerung des Beckens (namentlich aber wenn es Muskeln nicht mehr zum Ursprung dient) die durch das Becken tretenden Nerven hinter demselben zu ihrem Bestimmungsorte gelangen. Bei der Betrachtung der Nerven werden wir sehen, dass sehr wahrscheinlich noch ein anderer Vorgang im Spiele ist, nämlich die Wanderung des Beckens nach vorn. Durch die eben gegebene Erläuterung ist das Nichtvorhandensein der Beckennerven bei Polypterus kein Einwand gegen die Homologisirung der in Frage stehenden Knorpelstücke mit dem Becken der Selachier.

Wie verhalten sich nun die ventralen Seitenmuskeln zu dem Becken des Polypterus? Wie kommt es, dass sie sich nicht mehr an das Becken festheften, sondern das Basale metapterygii zum Ansatz gewählt haben, einen Theil der Gliedmaße, welcher bei den Haien und bei Chimaera stets frei nach außen liegt und von jeglichem Ansatze der Seitenmuskeln frei bleibt? Um dieses Verhalten ins Klare zu bringen ist zu berücksichtigen, dass das Becken der Selachier fast stets dem transversalen Durchmesser der ventralen Fläche dieser Thiere entspricht. In Folge dessen müssten die Seitenmuskeln, wollten sie sich an das Basale festheften, eine ganz besondere, diesem Zwecke entsprechende Muskulatur entwickeln. Anders verhält es sich aber, wenn durch das Rudimentärwerden des Beckens die beiden Basalia medianwärts rücken, und die beiderseitigen ventralen Muskeln von der Mittellinie nach den Seiten ausweichen. Der am vorderen Rande des Beckens stattfindende Ansatz muss dann auf das Basale metapterygii übergehen. Dass aber die beiden Basalia bei den Knochenganoiden gleichsam in den Körper aufgenommen worden sind, sehen wir deutlich an allen drei Formen. Der laterale Rand des distalen Endes erstreckt sich niemals über die seitlichen Grenzlinien der Bauchfläche, während es bei den Selachiern in seinem ganzen Umfange außerhalb dieser Linien gelegen ist. Die Selachier und die Ganoidei cholostei bieten uns hierin Extreme dar. *Ist aber*

[1] I. Theil pag. 454.

der Ansatz der Seitenmuskeln auf das Basale metapterygii übergewandert, so hat dadurch das Becken die einzige ihm noch übrig gebliebene Funktion, nämlich das Fixiren der Gliedmafse eingebüfst. Es ist in Folge dessen unbrauchbar geworden und ist allmählich einer Reduktion entgegengeschritten, welche bis zum vollständigen Schwund sich steigert. Wir können indessen das Becken von Polypterus nicht verlassen, ohne die Frage zu stellen, wie es denn kommt, dass dasselbe bei einem Exemplar durch drei, bei dem anderen hingegen bloß durch zwei Knorpelstücke repräsentirt ist?

So schwierig diese Frage zu beantworten ist, so glaube ich doch, dass es nur die beiden paarigen Knorpel sind, welche mit dem Becken homologisirt werden können. Erinnert man sich daran, dass bei den Haien das Becken ursprünglich aus zwei Hälften bestanden haben muss und dass die Verschmelzung zu einem einzigen Stücke erst ein sekundärer Vorgang ist, dass ferner bei den Knorpelganoiden die beiden Hälften sogar weit aus einander gerückt sind, so werden wir ohne Zweifel dem unpaaren Knorpelstück weniger Wichtigkeit beilegen, sondern den paarigen in der Mitte getrennten Stücken den Vorzug geben. Das unpaare halte ich für eine einfache Abgliederung der rechten Beckenhälfte, wie solche ja so häufig bei rudimentär werdenden Knorpelstücken der Haie und Sturionen vorkommen z. B. am Schultergürtel von Acanthias und an dem Ilium des Acipenser ruthenus.

Vergleichen wir nun die Gliedmaßennerven der Ganoidei holostei mit denjenigen der Selachier und Sturionen, so finden wir hier nicht minder erhebliche Abweichungen als im Skelet. Zunächst ist die bedeutende Verschiebung sämmtlicher Gliedmaßennerven nach vorn zu konstatiren. Unter den Selachiern finden wir nur Chimaera, welche in der Reihenzahl ihrer Nerven mit Amia übereinstimmt. Ihre Gesammtzahl ist aber im Großen derjenigen der Selachier gleich. Ferner fanden wir bei keinem Selachier Anastomosen der ventralen Äste der Spinalnerven hinter der Gliedmaße. Sie waren, wie wir uns erinnern, auch bei den Sturionen nur vor dem Becken vorhanden, wodurch dann der erste Gliedmaßennerv aus den Elementen mehrerer ventralen Äste hervorgehen konnte. Das nämliche Verhalten findet auch bei Amia und Lepidosteus statt.

Nachdem wir bei den Haien unsere Auffassung dieser Befunde gegeben haben, würden wir auf dieselbe hier nicht näher eingehen, wenn nicht noch andere Ursachen zu berücksichtigen wären. Erwägt man nämlich die Thatsache, dass die Zahl der Gliedmaßen-

nerven im Großen dieselbe wie bei den Haien ist, dass aber das Becken hier fehlt, und in Folge dessen alle Gliedmaßennerven zum Basale verlaufen: so möchte ich in den zwei vorderen Rami ventrales zum Unterschiede von den Haien nichts Anderes erblicken als die bei den Selachiern und Sturionen zum Becken in Beziehung stehenden Nerven. Es ist nicht anzunehmen, dass letztere bei den Knochenganoiden verloren gegangen sind. Dagegen hat die Auffassung viel für sich, welche die Beckennerven zu den am Basale vorhandenen Muskeln in Beziehung getreten betrachtet. Haben wir doch schon bei den Selachiern gesehen, dass die Beckennerven mit dem, längs des Basale verlaufenden Längsstamme in Verbindung stehen. Die beiden von den zwei letzten Nerven gebildeten, zur Pars media nach vorn verlaufenden Längsstämmchen, eben so die beiden hintersten nach vorn verlaufenden Nerven von Amia deuten aber darauf hin, dass das Basale ursprünglich weiter hinten gelegen war. Betrachtet man in der gegebenen Nervenabbildung von Lepidosteus das Verhältnis der Gliedmaßennerven zum Basale, so sieht man sofort ein, dass, wenn das Becken vorhanden wäre und das Basale sich um zwei Myocommata weiter nach hinten erstreckt hätte, so hätten alle Gliedmaßennerven ihren normalen Verlauf behalten und jeder wäre innerhalb des entsprechenden Myocomma geblieben, wie bei den Haien. Jetzt muss man aber annehmen, dass die Abweichungen der Extremitätennerven von den übrigen Rami ventrales der Spinalnerven nicht allein durch den Schwund des Beckens entstanden sind, sondern auch durch das Vorrücken des Basale, wodurch dann die Anastomosen der hinter der Gliedmaße gelegenen Nerven und ihre Zweige zur Pars media hervorgerufen worden sind. Das Vorrücken der Gliedmaße wird auch durch die im Vergleich zu den Selachiern so große Entfernung der Bauchflossen von der Afteröffnung bestätigt

Die Wanderung der Gliedmaße nach vorn, wie sie hier aus dem Nervensystem vermuthet werden kann, erklärt auch einige Veränderungen in einzelnen Theilen derselben. So musste die bei den Männchen der Selachier bestandene Beziehung zu dem Geschlechtsapparate aufgegeben werden. Zweitens musste auch ihre physiologische Leistung, welche wesentlich in dem Erhalten einer horizontalen Lage des Hinterendes des Körpers besteht, eine geringere werden. Daher erklärt sich auch ihr verhältnismäßig geringes Volumen und ihre Aufnahme in die ventrale Körperfläche. Damit fallen auch viele Bewegungen ihres peripheren Theiles, welche

sie bei den Selachiern noch besaß, wie z. B. Adduktion und Abduktion hinweg. Man kann behaupten, dass die Hintergliedmaße der Knochenganoiden im Ganzen ein in früheren Perioden mächtig entwickeltes Organ vorstellt, welches jetzt einer allmählichen Reduktion entgegenschreitet und sich schon in einem gewissen rückgebildeten Zustande befindet.

Bemerkungen über das Skelet der Bauchflosse einiger Physostomen.

Als Anhang seien dieser Arbeit einige Bemerkungen über die von mir in Bezug des Skelets ihrer Bauchflossen geprüften Physostomen zugefügt.

Über die Muskeln und Nerven sei erwähnt, dass sie bei den Physostomen nur in verhältnismäßig unwesentlichen Punkten von Lepidosteus, namentlich aber von Amia abweichen. Ganz eben so verhält es sich mit dem Skelet, welches größtentheils nur durch die Konfiguration des Basale und durch die verschiedenen Grade der Rückbildung der Radien von dem der Knochenganoiden verschieden ist. Am Bauchflossenskelet von Barbus fluviatilis (Fig. 4) ist das Basale (*B*) mit verschiedenen Ausschnitten und Cristae ausgestattet. Im Gegensatz zu seinem distalen Ende ist es sehr dünn. Letzteres gestaltet sich zu einem mächtigen knöchernen Wulst, der sich medianwärts erstreckt (Fig. 4 *b*), und mit dem anderseitigen Wulste in der Mittellinie durch Bindegewebe fest verbunden erscheint. Beide Fortsätze erstrecken sich aber weiter nach hinten, bleiben eine Strecke weit noch mit einander verbunden, worauf jeder derselben in einen breiten, lateral und nach hinten ragenden, sich gabelförmig spaltenden Knochen übergeht (Fig. 4 *pp*), welcher zum Ansatze eines in der Medianlinie gelegenen, von der Analflosse herkommenden Muskels dient. Interessant ist das Verhalten der auch hier in der Vierzahl vorhandenen Radien. Sie sitzen dem hinteren Rande des erwähnten Knochenwulstes an, sind aber alle noch verknöchert. Der mediale Radius hat sogar noch die für Amia und Lepidosteus charakteristische Flaschenform beibehalten, ist auch hier der ansehnlichste, worauf dann die lateral gelegenen Stücke nach und nach an Größe abnehmen. Während wir hier das Basale und die Radien sofort erkennen, bietet nur die distale Verbindung der beiden Basalia eine Schwierigkeit. Wir können dieselbe indessen vollkommen verstehen, wenn wir die Befunde bei einer jungen Forelle zur Vergleichung ziehen Fig. 5). Das Basale ist hier vorn schmal und

rundlich, hinten dagegen breitet es sich aus und trägt am distalen überknorpelten Ende nur drei Knorpelstückchen (r^1—r^3), von welchen das mediale noch die charakteristische Form besitzt. An seiner nach vorn gerichteten Spitze trägt das Basale ein kleines, bewegliches, nach vorn spitz auslaufendes Knorpelstückchen. Am medialen hinteren Winkel bildet es einen überknorpelten Fortsatz (Fig. 5 *b*), welcher mit dem anderseitigen nur locker verbunden ist. Die Verlängerung nach hinten, wie sie uns bei der Barbe entgegentritt, fehlt hier. Bei erwachsenen Forellen verbinden sich diese Fortsätze aber viel inniger und bilden mit ihren knorpeligen Epiphysen einen in der Medianlinie gelegenen Knopf. Bei Esox lucius ist keine Verbindung mehr vorhanden (Fig. 6 *b*) und bleiben die beiden erwähnten Fortsätze in ihrem ganzen Umfange knorpelig. Sie stellen breite nach hinten gerichtete Platten vor.

Aus den vorgeführten Thatsachen kann ersehen werden, dass die Verbindung der beiden Basalia an ihrem distalen Ende ein sekundärer Vorgang ist, welcher bei Esox noch nicht Platz griff, bei der Forelle aber innerhalb der postembryonalen Entwicklungsperiode sich vollzieht, bei der Barbe darin eine höhere Stufe erreicht, als hier noch einige, durch Muskelinsertionen entstandene Differenzirungen an den Fortsätzen eintreten. Es ist nun nicht schwer zu konstatiren, dass diese Fortsätze des Basale bei den Physostomen nichts Anderes sind als die, die gleiche Lage einnehmenden Vorsprünge am Basale des Polypterus (Processus medialis) (Fig. 1 *b*). Was die Radien anbetrifft, so ist bemerkenswerth, dass bei der Forelle auch der mediale Radius, eben so wie bei Lepidosteus und Amia die drei lateralen, nicht mehr verknöchert, seine ihm zukommende Form aber noch beibehält.

Wir können somit die von der lateralen Seite allmählich zur medialen fortschreitende Reduktion der Radien Schritt für Schritt verfolgen. Eingeleitet wird sie durch das Persistiren der Radien im knorpeligen Zustande und führt schließlich zu vollständigem Schwunde, wie es bei Esox der Fall ist. In der bei letzteren und der Forelle am Vorderende der Basalia sitzenden Knorpelchen sehe ich aber die Rudimente des Beckens der Selachier. Die beiden Hälften haben sich mit den Basalia verbunden unter Aufgabe ihrer gegenseitigen Verbindung. Bei der Barbe fehlen sie gänzlich.

Mit Recht sagt daher Carl Vogt[1]: Si . . . . on voulaient per-

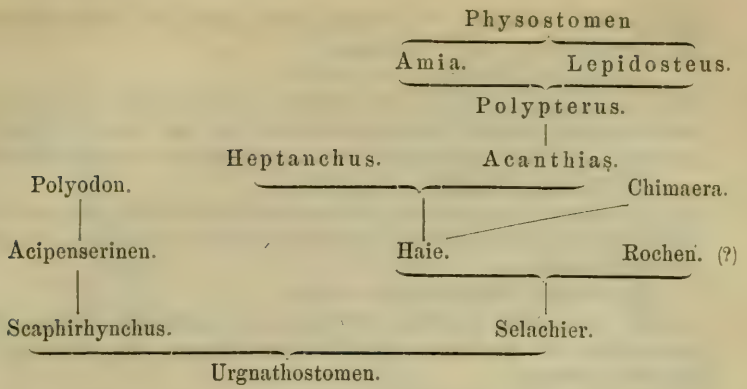
[1] Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842. pag. 136.

sister à envisager ces organes (Bauchflossen) comme des extrémités posterieures, on ne pourrait, en tout cas, considerer leur base (Basale) comme un rudiment pelvique; etc.

Von Polypterus lassen sich somit, was den Zusammenhang der beiden Skelethälften der Bauchflossen betrifft, zwei divergente Richtungen verfolgen. Einerseits stehen Amia und Lepidosteus mit der ihnen eigenen Überlagerung der beiden Basalia, anderseits die Physostomen, bei welchen allmählich eine Verbindung der Basalia an ihrem Hinterende bewerkstelligt wird. Polypterus repräsentirt aber eine Form, welche Amia und Lepidosteus mit den Selachiern namentlich aber mit Acanthias verknüpft. Da aber die Physostomen sich mit Leichtigkeit von den Knochenganoiden ableiten lassen, und es jedenfalls vorauszusetzen ist, dass die übrigen Ordnungen der Fische auch mit den Knochenganoiden oder Physostomen verbunden werden können, so stellt Polypterus unter sämmtlichen höheren Ordnungen der Fische (die Dipnoi ausgenommen) die älteste Form vor.

Unsere Untersuchung führt also zu dem immerhin nicht uninteressanten Ergebnis, dass *der bei Amia, Lepidosteus und den Physostomen allgemein als Beckenknochen bezeichnete Skelettheil dem Basale metapterygii der Selachier entspricht,* dass dagegen Beckenrudimente bei Polypterus stets noch erhalten bleiben, bei den übrigen höher gestellten Fischen aber nur sporadisch auftreten (Esox). Die Radien unterliegen einer allmählichen Reduktion, welche bis zum vollständigen Schwinden führt (Esox). Endgliedstückchen sind nur bei Polypterus erhalten.

Zum Schlusse will ich versuchen ein Schema des Skelets der hinteren Gliedmaße aller bisher betrachteten Fische zu entwerfen. Den Ausgangspunkt bilden die Urgnathostomen, bei welchen die hintere Gliedmaße als indifferent, einem Kiemenbogen ähnlich beschaffen sein musste. Von diesen zweigen sich einerseits die Plagiostomen ab, von welchen wiederum Chimaera sich abgliedert: anderseits die Ganoidei chondrostei, welche durch das Fehlen des Basale ausgezeichnet sind. Unter ihnen ist Scaphirhynchus die älteste Form, von welcher die Sturionen mit Polyodon sich ableiten. In direkter Linie von den Selachiern leiten sich durch Polypterus, Amia und Lepidosteus ab. Von diesen die Physostomen, von den letzteren wiederum die übrigen Ordnungen der Fische.



Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI—XXIII.

(Alle Figuren in natürlicher Größe.)

Fig. 1. Skelet der hinteren Gliedmaße von Polypterus bichir. Geoffr. Ventrale Fläche, linke Seite. (Rechterseits ist das proximale Ende des Basale metapterygii angedeutet.)

p^1 p^2 p^3 Beckenknorpel. *B* Basale metapterygii. *b* Processus medialis desselben. r^1—r^4 Radien. Eg^1 u. Eg^2 Endgliedstücke.

Fig. 2. Skelet der hinteren Gliedmaße von Amia calva (beide Hälften). Ventrale Ansicht. *cr* Crista des Basale metapterygii.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 1.

Fig. 3. Skelet der hinteren Gliedmaße von Lepidosteus osseus. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht. cr^1 u. cr^2 Cristae des Basale metapterygii.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 4. Skelet der hinteren Gliedmaße von Barbus fluviatilis. *pp* Verlängerung des Processus medialis nach hinten.

Die übrigen Buchstaben wie früher.

Fig. 5. Skelet der hinteren Gliedmaße einer jungen Forelle. Beide Beckenhälften. Ventrale Ansicht.

Buchstaben wie vorher.

Fig. 6. Skelet der hinteren Gliedmaße von Esox lucius. Ventrale Ansicht. Rechte Hälfte.

Buchstaben wie früher.

Fig. 7. Ventrale Ansicht der oberflächlichen Muskeln der Gliedmaße nach Abnahme des Integumentes und der äußeren Aponeurose von Polypterus bichir. *Mdl* Medianlinie (Linea alba). *S* Septum. *Li* Ligamentum intermusculare. *Ssv* Stratum superficiale ventrale. *Svp* Stra-

tum ventrale profundum. *Sfs* Strahlen des sekundären Flossenskelets. *An* Afteröffnung. *Anf* Analflosse.

Die übrigen Buchstaben wie früher.

Fig. 8. Ventrale Ansicht der Gliedmaßenmuskeln nach Abnahme des Integumentes und der äußeren Fascie von Amia calva. *Aps* Fascie der Seitenmuskeln. *pss* Pars superficialis der oberflächlichen ventralen Schicht.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 9. Ventrale Ansicht der ventralen Gliedmaßenmuskeln nach Abnahme des Integuments und der äußeren Aponeurose von Lepidosteus bison. *pm* Pars media.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 10. Ansicht der tiefen ventralen Muskeln von Lepidosteus bison. Die Aponeurose *Aps* der vorigen Figur ist abgenommen. *pm* Pars media. *pp* Pars profunda.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 11. Ansicht der Pars media der ventralen Muskeln von Amia calva. *pssu* Ursprungstheil der Pars superficialis. *pssa* Ansatztheil derselben. *pm* Pars media.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 12. Ansicht der Pars profunda von Amia calva. *apms* Ansatztheile der Pars media und superficialis. *pmsu* Ursprungstheil der Pars media. *Cb* Caput breve der Pars profunda.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 13. Seitliche Ansicht der oberflächlichen dorsalen Schicht (Portio prima) von Amia calva. *Fex* Fascia externa der Seitenmuskeln. *pp* Portio prima. *fs* Strahlen des sekundären Flossenskeletes.

Fig. 14. Seitliche Ansicht der dorsalen Muskeln nach Abnahme der äußeren Aponeurose mit der Portio prima von Amia calva. *arc* ein durch die Seitenmuskeln gebildeter Bogen. *pps* Ansatztheil d. Portio prima. *ps* Portio secunda.

Die übrigen Buchstaben wie früher.

Fig. 15. Seitliche Ansicht der Portio secunda der oberflächlichen dorsalen Schicht von Amia calva. (Ein Theil des Seitenmuskels ist abgenommen.) *tfex* tiefes Blatt der äußeren Fascie. *ps* Portio secunda. *Spd* Stratum dorsale profundum. *as* Ansatzsehne der Seitenmuskeln. d^1 erster dorsaler Ast der Extremitätennerven.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 16. Gliedmaßennerven von Lepidosteus bison. Das Basale metapterygii ist angedeutet (*B*). *12—22* Reihenzahl der bezüglichen ventralen Äste der Spinalnerven. $\alpha, \beta, \gamma, \varepsilon, \varkappa, \eta$ Verbindungsäste der Nerven. *z* u. z^1 Äste zu den Seitenmuskeln. *Lgv* Längsstämmchen. d^1—d^5 dorsale Äste der Gliedmaßennerven. v^1 — v^4 ventrale Äste. *I—X* Gliedmaßennerven.

Fig. 17. Verzweigung der ventralen Äste der Gliedmaßennerven von Lepidosteus bison. v^1 — v^4 ventrale Nerven. *Lgv* Längsstamm. d^4 vierter dorsaler Ast.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

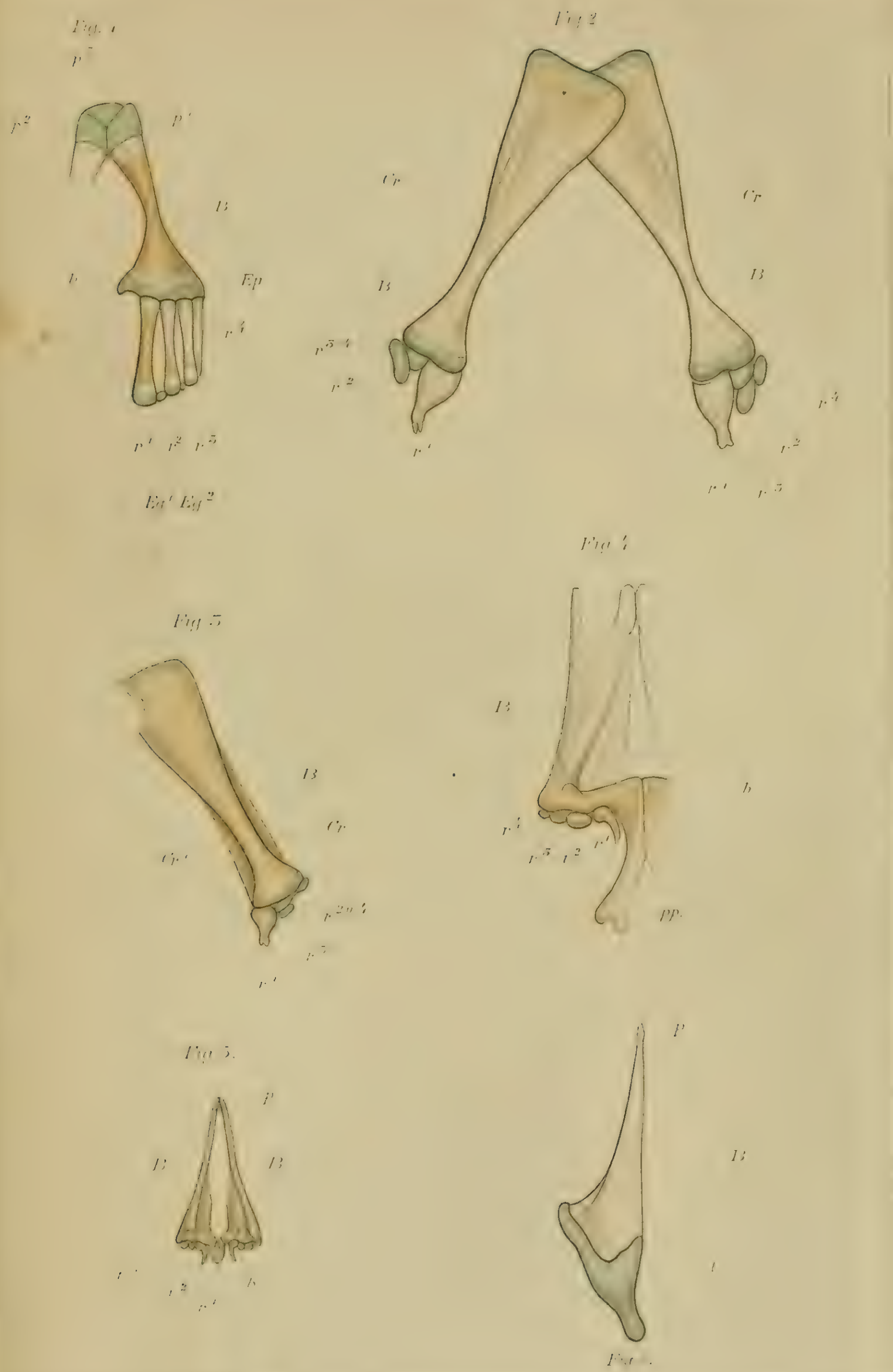
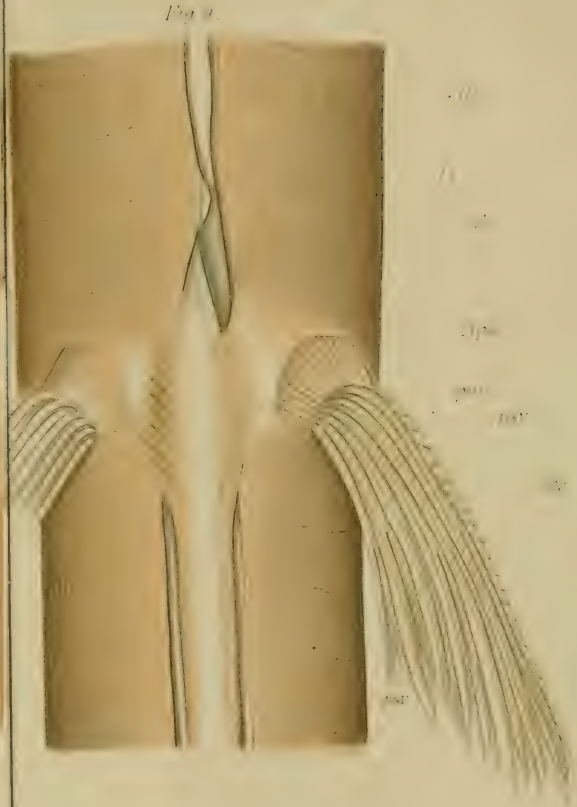
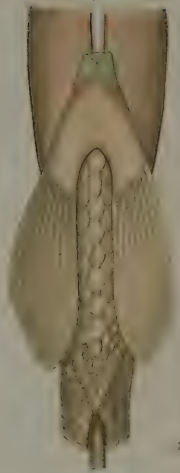
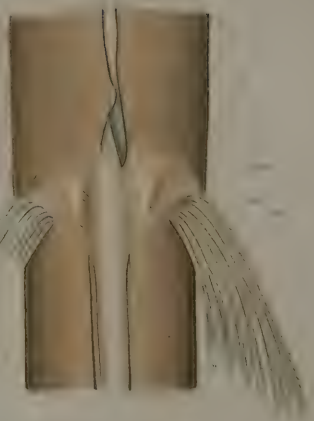


Fig. 1
p²
p¹
B
b
Ep
r⁴
r¹ r² r³
Fig. 2
Cr
Cr
B
B
r³ ⁴
r²
r¹
r⁴
r²
r¹ r³
Fig. 4
B
b
r⁴
r³ r² r¹
PP
Fig. 3
B
Cr
Cp¹
r¹
Fig. 5.
P
B B
b
P
B
t







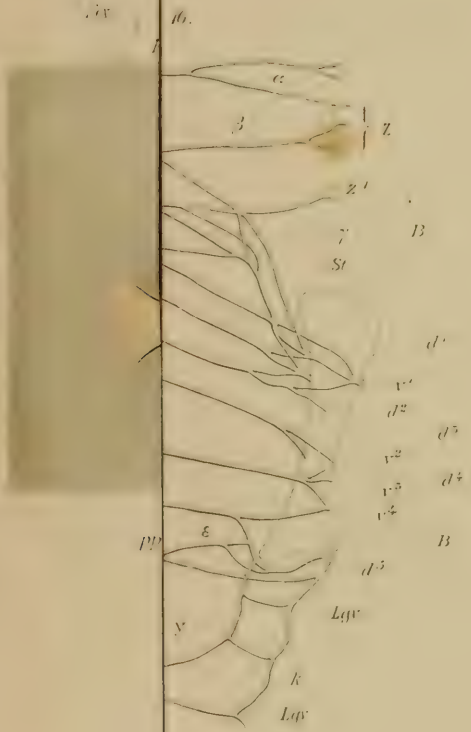

Ax
Ab.
α
β
Z
z'
γ
B
St
d'
v'
d²
d³
v²
d⁴
v³
v⁴
B
Pl
ε
d⁵
Lgv
N
K
Lgv

Fig. 13

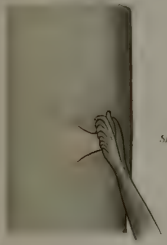


Fig. 14

Fig. 16

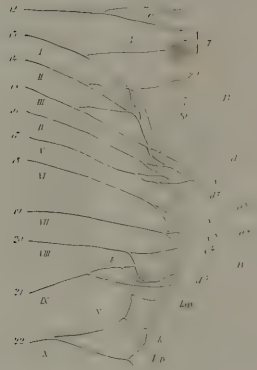


Fig. 15

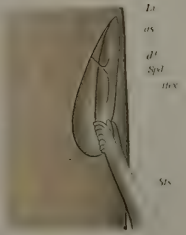
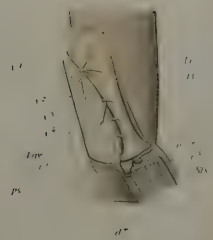


Fig. 17



Die Epidermis der Amphibien.

Von

Dr. med. Wilhelm Pfitzner,
Assistent am anatomischen Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel XXIV—XXV.

I) Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Epidermis des gefleckten Salamanders.

Die Epidermis der Amphibien ist bereits vielfach der Gegenstand eingehender Untersuchungen und Beschreibungen gewesen. Während diese jedoch fast ausschließlich vom Standpunkte der deskriptiven Histologie ausgegangen sind, habe ich mich bei meinen Untersuchungen hauptsächlich von vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten leiten lassen, und meine Absicht war, an der Hand der durch diese Untersuchungen gewonnenen Resultate die Stellung zu studiren, welche dieses Organ den Amphibien in der Wirbelthierreihe anweist. Ich werde im Folgenden nachzuweisen suchen, wie sich die Mittelstellung, welche die Amphibien als Bindeglied zwischen den Fischen und den höheren Wirbelthieren einnehmen, ganz besonders auch im Bau des Integuments ausspricht, und hoffe ferner, dass es mir gelungen ist, durch genauere Untersuchung der Entwicklung dieses Organs nicht nur einige bis dahin streitigen Punkte von mehr speciell histologischem Interesse aufzuklären, sondern auch neue Anhaltspunkte aufzufinden, um aus dieser ontogenetischen Entwicklung den Gang der phylogenetischen Entwicklung mit größerer Sicherheit ableiten zu können. Denn wenn nach meiner, in einem besonderen Abschnitt dieser Arbeit näher zu begründenden, Ansicht das Integument für das Leben des Thieres ein annähernd eben so wichtiges Organ darstellt wie die bisher in dieser Hinsicht vorzüglich berücksichtigten, speciell das Skelet, so dürfen auch die Untersuchungen

dieses Organs von der Morphologie eine eingehendere Berücksichtigung verlangen.

Wenn ich nun diese Untersuchungsreihe mit einem Thiere eröffne, welches nicht zu den verbreitetsten dieser Klasse gehört, andererseits auch nicht gerade die günstigsten Aussichten gewährte, Anknüpfungspunkte an die niedrigste Klasse der gnathostomen Wirbelthiere, die Fische, aufzufinden, so bin ich dazu dadurch veranlasst worden, dass der im Vorhergehenden ausgesprochene Plan, die Epidermis der Amphibien in morphologischer Hinsicht zu erforschen, mir beim Beginn dieser Untersuchungen noch gänzlich fern lag. Meine ursprüngliche Absicht bei den während eines Zeitraums von anderthalb Jahren im Kieler anatomischen Institut unter Leitung des Herrn Prof. Flemming ausgeführten histologischen Untersuchungen ging dahin, die jetzt üblichen histologischen Untersuchungsmethoden auf ihre Brauchbarkeit und Zuverlässigkeit zu prüfen und zugleich mich selbst in der Anwendung derselben zu vervollkommnen. Als Objekt hierfür benutzte ich auf Empfehlung meines hochverehrten Lehrers die Epidermis des gefleckten Salamanders, die in dieser Hinsicht ganz besondere Vorzüge aufweist. Diese Vorzüge, auf die Flemming schon früher hingewiesen hat (4, 304 sq.) sind in erster Linie die staunenswerthe Größe der einzelnen Gewebsbestandtheile: Zellen, Zellkerne, Intercellularstrukturen etc., wodurch dies Thier sich vor fast allen Wirbelthieren auszeichnet; es scheint sogar, als ob selbst seine berühmteren Verwandten wie Proteus, Axolotl u. s. w. ihn hierin nur wenig überträfen oder gar nachständen, vor denen er aber noch den Vortheil hat, dass man sich von ihm mit größter Leichtigkeit ein genügendes Material verschaffen kann. Da die Vorzüge des gefleckten Salamanders für histologische Zwecke mir noch nicht so allgemein gewürdigt zu werden scheinen, wie sie es verdienen, so möchte ich auch bei dieser Gelegenheit ihn der Aufmerksamkeit aller Histologen dringend empfehlen; ich bin überzeugt, dass er sich bei ihnen bald dieselbe Stellung erringen wird, die im physiologischen Institut der Frosch einnimmt. Für meine speciellen Zwecke nun erwies sich dieses Objekt noch besonders günstig durch seine große Empfindlichkeit gegen Einwirkungen von Reagentien, verbunden mit der Möglichkeit, dieselben genau zu kontrolliren. Das Nähere hierüber behalte ich mir vor in einer späteren Arbeit über den Werth der histologischen Untersuchungsmethoden mitzutheilen und begnüge mich vorläufig, auf die hierauf bezüglichen Angaben bei Flemming

4, a. a. O.) hinzuweisen. Während dieser Untersuchungen nun veranlassten mich verschiedene räthselhaften Erscheinungen, über welche mir die einschlägige Litteratur keinen Aufschluss zu geben vermochte, so wie Differenzen zwischen einigen in jener enthaltenen Angaben und eigenen Beobachtungen, näher auf den Bau des betreffenden Organs einzugehen: und um aus der Entwicklungsgeschichte diejenigen Aufschlüsse zu erhalten, die die Untersuchung des fertigen Organs mir vorenthielt, habe ich auch noch die typischen Veränderungen, welche die Epidermis während des ganzen Lebens und namentlich während der Larvenzeit erleidet, einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Von nicht geringem Vortheil war hierbei für mich der Umstand, dass Herr Prof. Flemming sich während dieser Zeit mit demselben Thiere Behufs Untersuchung über Zelltheilung beschäftigte, da hierdurch ein für meine Arbeiten höchst förderliches Ineinandergreifen unserer Untersuchungen herbeigeführt ward.

Einen Theil dieser Untersuchungen habe ich im Frühling vorigen Jahres als Dissertation veröffentlicht (Über die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa, Kiel 1879). Es drängte sich mir indessen mehr und mehr die Überzeugung auf, dass eine gründliche Untersuchung dieses Organs nicht ohne Berücksichtigung seines Verhaltens bei verwandten Thieren auszuführen wäre; so erweiterte sich die Arbeit immer mehr und aus der histologischen ist die morphologische geworden, deren Programm ich im Vorstehenden entwickelt habe. Da dieselbe jedoch mindestens noch Jahre in Anspruch nehmen wird, so habe ich den Theil, der das in der Überschrift genannte Thier behandelt, vorläufig abgeschlossen; von den bisherigen Ergebnissen der Untersuchungen an verwandten Thieren habe ich nur das Allernothwendigste mitgetheilt und werde sie s. Z. im Anschluss an die vorliegende Arbeit ausführlicher mittheilen.

Allgemeines über Salamandra maculosa — Fortpflanzung, Ausbildung, Zucht.

Trotz der großen Verbreitung des gefleckten Salamanders sind unsere Kenntnisse über sein Leben in der Freiheit, Entwicklung, Fortpflanzung u. s. w. noch sehr dürftig. Ausführlichere Angaben über diesen Gegenstand fand ich nur bei Rusconi (20) und Knauer (7—9). Ersterer hat ausgedehnte Beobachtungen über das Leben dieses Thieres in der Freiheit angestellt, doch sind die Resultate relativ dürftig, entsprechend der scheuen, eingezogenen Lebensweise,

welche dieses Thier führt. Knauer hat den Salamander hauptsächlich in der Gefangenschaft beobachtet. Ich halte es nun nicht für überflüssig, einige Beobachtungen, die ich selbst zu machen Gelegenheit hatte, hier mitzutheilen, besonders da sie theilweise den von Rusconi und Knauer gemachten mehr oder minder zu widersprechen scheinen; andererseits enthalten sie vielleicht auch einiges Neue und können außerdem auch demjenigen, der sich mit diesem Thiere beschäftigen will, sich das Material aber von weiterher schicken lassen muss, hin und wieder nützliche Winke über seine Behandlung in der Gefangenschaft geben.

Das Material, welches ich in Kiel benutzte, wurde im Frühjahr aus Prag (V. Frič, Wenzeslavsgasse) bezogen; die Thiere, welche das Versenden sehr gut vertragen, wurden in einem primitiven Terrarium aufbewahrt, wo sie, ohne große Mühe zu verursachen, mit Würmern und Fleischabfällen ernährt wurden und gut gediehen. Ein flaches mit Wasser gefülltes Gefäß, das sich im Terrarium befand, wurde von ihnen anstandslos benutzt, ihre Larven abzusetzen. Letztere wurden, eben so wie diejenigen, die man den Eileitern frischgetödteter Thiere entnahm, in der von Flemming (4, 307) angegebenen Weise aufgezogen: in einem größeren Bassin, dessen Wasser alle paar Tage erneuert wurde, wurden sie mit Tubifex rivulorum gefüttert. Es gelang uns, sie bis nahe zur Vollendung der Metamorphose groß zu ziehen; sie starben jedoch rasch, als ich es aus Unkenntnis versäumte, ihnen zur richtigen Zeit die Gelegenheit aufs Land zu gehen zu verschaffen. — Anfang Mai v. J. nach Heidelberg übergesiedelt hatte ich bei dem großen Reichthum der Umgebung dieser Stadt an Salamandern während des ganzen Sommers die günstigste Gelegenheit, mich fortwährend mit frisch gefangenem Material zu versorgen, sowohl an Larven wie an erwachsenen Thieren. Nicht nur, dass ich die seltenen jungen Formen des erwachsenen Thieres hier erhielt — das kleinste maß nur 70 mm — so gelang es mir auch, eine größere Anzahl Larven, die mir allerdings schon ziemlich weit entwickelt gebracht wurden, ihre Metamorphose vollständig beendigen zu lassen. Sobald nämlich die Thiere durch ihre eingeschrumpften Kiemenbüschel und beständiges Verweilen an der Oberfläche des Wassers ihre Neigung, an das Land zu gehen, verriethen, wurden sie in ein großes flaches Bassin gebracht, dessen etwas geneigter Boden nur zum Theil mit Wasser bedeckt war; so konnten sie nicht mehr schwimmen, wohl aber nach Belieben aufs Trockene und wieder ins Wasser zurückgehen. Nach höchstens 24 Stunden waren sie aufs Trockene gekrochen, hatten die Kiemenbüschel verloren und erwiesen sich durch Form und Lebensweise als vollständig metamorphosirt. Versäumte man jedoch diese Maßregeln, so starben sämmtliche binnen kurzer Zeit. Leider sind mir die auf diese Weise aufgezogenen Thiere einige Wochen später während meiner Abwesenheit in Folge vernachlässigter Pflege zu Grunde gegangen.

Um auch während des Winters stets mit lebendem Material versehen zu sein, wurde nach Anleitung unseres Salamanderfängers folgende Einrichtung getroffen: Eine große flache Holzkiste wurde in einem trokenen Keller auf hohe Unterlagen gestellt und dann der Boden mit einer 15—20 cm hohen Schicht recht groben Kieses bedeckt, worauf eine eben so hohe Schicht trockenes Waldmoos kam. In der Mitte wurde eine flache, mit Wasser gefüllte Schale so aufgestellt, dass sie den Thieren bequem zugänglich war. Die Kiste wurde mit einem Deckel verschlossen, in dessen Mitte ein Loch von circa 40 cm im

Geviert der Luft freien Zutrittt gewährte. In diesem Behälter haben wir circa 150 Exemplare überwintert, und trotz der strengen Kälte und obgleich ihnen keinerlei Nahrung gereicht wurde, ist uns kein einziges von ihnen gestorben. Bemerkt werden muss noch, dass sie durchaus nicht in eine Art Winterschlaf oder Erstarrung verfielen. — Auch an Larven waren wir auf diese Weise genügend mit frischem Material versorgt. Selbst mitten im Winter erhielt man aus den Eileitern getödteter trächtiger Weibchen, lebensfähige Embryonen. Dieselben lebten Monate lang weiter und entwickelten sich, wenn auch sehr langsam, ohne die geringste Nahrung zu erhalten, indem sie erst sich gegenseitig die Kiemenbüschel abnagten und dann die schwächeren unter sich auffraßen.

Bezüglich der Fortpflanzung des Salamanders sind wir bis jetzt noch fast ganz im Ungewissen. Es ist freilich nach dem, was wir bis jetzt in Erfahrung gebracht haben, höchst wahrscheinlich, dass in dem Zeitpunkt der Begattung und noch mehr in der Dauer der Tragezeit große Schwankungen herrschen. Den Akt der Begattung scheint noch Niemand beobachtet zu haben; wesshalb ich folgenden Vorfall ausführlicher schildern werde, den ich in Gemeinschaft mit Herrn Dr. Boas aus Kopenhagen zu beobachten Gelegenheit gehabt habe. Im Oktober v. J. war mir wieder eine größere Anzahl frischgefangener Salamander gebracht. Bei der Besichtigung fiel mir auf, dass sich zwei von ihnen fest umklammert hatten, indem das eine auf dem Rücken des andern saß. Als ich das oberste aufhob, ließ es trotzdem das untere nicht los, und als ich sie gewaltsam trennte und in zwei entgegengesetzte Ecken des Behälters brachte, liefen sie mit einer bei Salamandern ungewohnten Eilfertigkeit wieder auf einander los, das eine kroch unter das andere, welches es dann wieder umklammerte. Herr Dr. Boas, den ich inzwischen herbeigeholt hatte, machte mich darauf aufmerksam, dass die Festigkeit der Umklammerung durch ein sonderbares Verschränken der Vorderextremitäten beider Thiere bewirkt würde: das untere Thier hatte das gebeugte Ellbogengelenk stark aufwärts erhoben, und in dasselbe hakte von oben her die ebenfalls im Ellbogen flektirte Extremität des oberen Thieres. Nachdem wir dann noch konstatirt hatten, dass das obere Thier ein Männchen, das untere ein Weibchen war, setzten wir das Paar wieder zu den übrigen Salamandern in den Behälter. Als wir es darauf einen Augenblick außer Acht gelassen hatten, hatten sie sich plötzlich getrennt und waren nun nicht mehr mit Sicherheit zu identificiren. Leider war es uns hierdurch unmöglich gemacht, durch Auffinden von Sperma beim Weibchen zu konstatiren, dass wir wirklich einen Begattungsakt beobachtet hatten. Trotzdem bleibt es doch höchst wahrscheinlich, dass es sich um einen solchen handelte; und dann wäre die Angabe von Rusconi (20, 10), dass die Begattung im Juli stattfinde, zum Theil wenigstens widerlegt. Aber Rusconi hat dies Resultat auf indirektem Wege erhalten, indem er davon ausging, dass er erst nach dieser Zeit eine stattgehabte Begattung bei Weibchen nachweisen konnte. Wenn man nun außerdem, wie Herr Prof. Gegenbaur mir mitzutheilen die Güte hatte, zu den verschiedensten Zeiten Eier in den verschiedensten Stadien der Entwicklung findet, so dürfte sich aus allen Diesem ergeben, dass der Akt der Begattung durchaus nicht an einen bestimmten Zeitpunkt gebunden ist. Eben so wenig scheint der Geburtsakt an eine bestimmte Zeit gebunden zu sein. Die meisten Larven werden Ende März bis Anfang April geboren, man fängt aber selbst bis in den Herbst hinein solche, die ihrem Aussehen nach erst kurz vorher

abgesetzt sind. Ein frisch gefangenes trächtiges Weibchen gebar Mitte Oktober; da es nur vier Larven waren, so ist anzunehmen, dass es die übrigen schon geboren hatte und hierbei gestört und gefangen wurde. — Rusconi, der geglaubt hat, dass sowohl die Zeit der Begattung, als auch die der Geburt, mithin auch die Dauer der Tragezeit eine fest bestimmte sei, giebt für erste den Monat Juli, für letztere den März an mit achtmonatlicher Tragezeit. Während die beiden ersteren Punkte wohl damit zu erledigen sind, dass wir die beiden Akte an keine bestimmte Zeit gebunden ansehen, wird sich die Dauer der Tragezeit wohl nie auch nur annähernd bestimmen lassen, da hierin zu große Schwankungen herrschen. Wie Knauer (9) mittheilt, lässt sich die Tragezeit künstlich verlängern durch Entziehen der für das Ablegen der Jungen günstigen lokalen Bedingungen, ein Umstand, der wohl auch im Freileben zur Wirkung kommen kann. Die Entwicklung scheint bei einer solchen verlängerten Tragezeit auf einer gewissen Stufe stehen zu bleiben. Bei Larven, die man mitten im Winter trächtigen Weibchen entnimmt, findet man fast gar keine Kerntheilungsfiguren, die sonst bei Larven durch ihr massenhaftes Vorkommen die ungemein rasche Vermehrung der Gewebselemente, und somit einen regen Wachsthumsprocess, anzeigen. Auch findet man bei trächtigen Weibchen vom August bis zum März vollständig ausgebildete Larven, die befreit sich jederzeit sogleich rasch weiter entwickeln. Dass sich bei verlängerter Tragezeit ein Theil der Larven auf Kosten der andern weiter entwickelt, glaube ich nicht. Ich habe bei Weibchen, die schon im Herbst ihr Leibesumfang als trächtig erkennen ließ, noch gegen Frühjahr die Larven in normaler Zahl und normalem Entwicklungsgrade gefunden. Ein Weibchen, das mir im Herbst vorigen Jahres durch seinen enormen Leibesumfang auffiel, und das ich Mitte Januar öffnete, beherbergte sogar achtzig lebendige, und auch lebensfähige, und nur ein abgestorbenes Junge. Immerhin wäre es wünschenswerth, genauere Angaben über die Dauer der intra-uterinen Entwicklung zu haben, da auch die spätere Entwicklung sich durch auffallende Langsamkeit auszuzeichnen scheint. Aber wie soll man sie bestimmen, wenn sogar, wie Knauer (7, 261) berichtet, ein und dasselbe Weibchen mehrere Jahre hindurch regelmäßig im Frühjahr und Herbst Junge zur Welt brachte, ohne inzwischen wieder mit einem Männchen in Berührung gekommen zu sein! Der Autor bringt dies Faktum in Verbindung mit dem Umstand, dass »man kaum unter hundert gefangenen Individuen ein Männchen findet«, also die Männchen im Verhältnis zu den Weibchen in sehr geringer Zahl vorkämen. Ich muss diese Behauptung entschieden bestreiten; unter den vielen Hunderten, die ich darauf untersucht, waren beide Geschlechter in gleicher Anzahl vertreten[1]. Außerdem berichten mir meine Lieferanten, dass sie die Salamander meistens paarweise fängen, erst ein Weibchen und dann ein Männchen, welches dem ersteren folge.

Die Entwicklung der Larve außerhalb des mütterlichen Körpers ist genauer bekannt, wenn auch noch nicht so vollständig wie zu wünschen wäre. Die auf natürlichem Wege geborenen Larven zeigen deutlich entwickelte Extremitäten und entbehren des Dottersacks; ihre Länge beträgt circa 25 mm. Der mediale Flossensaum erstreckt sich von der Kloakenmündung über untere und obere Seite des Schwanzes und über den Rücken bis nahe zum Kopf. Die Pigmenti-

[1] Die Männchen erkennt man an dem die Kloakenmündung ringförmig umgebenden Wulste, der dem Weibchen fehlt. Rusconi (20, 19).

rung der Haut ist bedeutend schwächer als beim erwachsenen Thiere und in anderer Weise angeordnet. Ungefähr Ende des dritten Monats treten die für das erwachsene Thier charakteristischen Flecken auf und im vierten Monat hat sich die definitive Zeichnung und Färbung vollständig entwickelt. Ungefähr Ende des vierten oder Anfang des fünften Monats beginnt die Metamorphose. Die Kiemenbüschel schrumpfen mehr und mehr ein, der Flossensaum erstreckt sich nur noch über den Schwanz; dann erfolgt eine Häutung; der Schwanz wird, zuerst auf der Bauchseite, drehrund. Das Thier hält sich jetzt andauernd an der Oberfläche des Wassers auf und stirbt bald, wenn ihm keine Gelegenheit geboten wird, ans Land zu gehen. Ist ihm letzteres bequem gemacht, so verschließen sich die Kiemenlöcher und das erwachsene Thier ist fertig. Der ganze Vorgang der Metamorphose nimmt nur wenige Tage in Anspruch.

Da diese Zeitangaben wahrscheinlich Widerspruch finden werden — gewöhnlich nimmt man eine kürzere Larvenzeit an, 2—3 Monate — so muss ich hinzufügen, dass sich diese Angaben auf Beobachtungen stützen, die an Larven gemacht sind, welche in der Gefangenschaft geboren waren, deren Alter ich also genau kannte. Dass ihre Ernährung eine gute war, dafür bürgten die massenhaft vorkommenden Kerntheilungsfiguren, welche bei schlecht genährten bekanntlich fehlen. Ich will indessen nicht bestreiten, dass individuelle Schwankungen vorkommen können, namentlich in Folge örtlicher und klimatischer Einflüsse. Indessen liegen für die Dauer der Larvenzeit bis jetzt wenig Angaben vor, die sich auf genaue und zuverlässige Beobachtungen stützen. Der Einzige, der, so weit mir bekannt, das Larvenleben an denselben Exemplaren von der Geburt bis zur vollendeten Metamorphose beobachtet hat, Knauer (8), stimmt mit meinen Angaben überein.

Die auf die Metamorphose folgenden Entwicklungsstadien bekommt man sehr selten zu Gesicht. Unter den vielen in hiesiger Gegend gefangenen Exemplaren, die ich zu sehen Gelegenheit hatte, befand sich kein einziges, welches in demselben Jahr geboren war. Bei der Metamorphose haben sie eine Länge von 50—55 mm; die kleinsten der im Freien gefangenen maßen schon 70 mm, und da sie im Juni gefangen waren, mussten sie schon über ein Jahr alt sein. Die meisten der erwachsenen Thiere maßen 18—20 cm; kleinere, von circa 12 cm Länge, werden bisweilen gefangen, doch fand ich nie trächtige Weibchen unter ihnen. Ich vermuthe hiernach, dass der Salamander sehr langsam wächst und erst nach Verlauf mehrerer Jahre geschlechtsreif wird.

Untersuchungsmethoden.

Wenn ich im Folgenden die angewandten Untersuchungsmethoden in einer Ausdehnung mittheile, die vielleicht Manchem mit dem Umfange der Arbeit nicht im richtigen Verhältnisse zu stehen scheint, so habe ich zu meiner Rechtfertigung folgende zwei Punkte anzuführen: Erstens erlaubt die Darlegung der Untersuchungsmethoden, sich ein ziemlich genaues Urtheil über die Zuverlässigkeit der mitgetheilten Resultate zu bilden, so wie etwaige irrige Behauptungen dann leichter als solche zu erkennen sind, wenn man die Fehler-

quelle kennt, die ihnen zu Grunde liegt. Zweitens wollte ich Demjenigen, der etwa die Untersuchungen einer praktischen Prüfung unterziehen will, die Mittel hierzu möglichst bequem zur Hand geben. Es werden in dieser Arbeit einige Punkte berührt, die von allgemeinerem histologischen Interesse sein dürften; und da dürften wohl einige Andeutungen über die sichersten Untersuchungsmethoden für dieses Gewebe Manchem nicht unerwünscht sein, zumal sich dieselben auf Erfahrungen stützen, die durch mehrjähriges Arbeiten ausschließlich auf diesem kleinen Gebiete unter der Leitung eines so hervorragenden Histologen erworben sind. Der Leser möge jedoch bei diesem Abschnitt stets eingedenk sein, dass die Angaben sich immer, wo es nicht ausdrücklich vermerkt ist, nur auf das vorliegende Gewebe — Salamanderhaut — beziehen und vielleicht wohl auf alle andern Epithelien, nie aber ohne Weiteres auf alle Gewebe und alle Thiere überhaupt angewendet werden dürfen.

Es scheint mir, als ob man bei histologischen Untersuchungen den Einfluss im Allgemeinen nicht hoch genug schätze, den die angewandten Methoden auf die gewonnenen Resultate haben; und so erklärt sich manche unzutreffende Angabe anderer Forscher auf diesem Gebiet daraus, dass dieselben bei gewissenhaftester Beobachtung unterließen, die in ihren Methoden etwa gegebenen Fehlerquellen mit in Rechnung zu ziehen. Um gleich ein Beispiel anzuführen, so habe ich oft die Bemerkung gefunden, dass Jemand aus Mangel an frischem Material in Weingeist gehärtete Thiere benutzt habe. In Fig. 15 sieht man einen Querschnitt durch die Epidermis eines erwachsenen Salamanders, der in Alkohol gehärtet war, während Fig. 16 dasselbe Objekt möglichst naturgetreu erhalten darstellt. Würde man die Epidermis nach dem Spirituspräparat beschreiben, so hätte man zu oberst eine homogene Cuticula, darunter eine mehrschichtige Hornschicht mit allmählichem Übergang in die Schleimschicht; während in Wirklichkeit die als Cuticula imponirende Hornschicht nur aus einer einfachen Lage fest verbundener platter polygonaler Zellen besteht und die Hornschicht in Fig. 15 ein Kunstprodukt ist, das zur Schleimschicht gehört.

Ich habe mich bei diesen Untersuchungen fast ausschließlich der Methode der feinsten Querschnitte bedient und erachte dieselbe als die vortheilhafteste. Man kann wohl nur auf diese Weise das Verhältnis der einzelnen Gewebselemente zu einander mit Sicherheit erkennen und vermeidet auch manche Irrthümer der Beobachtung leichter, wenn man die Gewebe in ihrem Zusammenhang studirt.

Das Zerzupfen setzt das Präparat gröberen mechanischen Insulten aus als das Schneiden; erleichtert man sich aber das Zerzupfen durch Anwendung von Reagentien, so verändern diese zugleich das Präparat allzusehr. Geeignete Kontrollversuche zeigen dies sehr deutlich, es ergiebt sich aber schon a priori, wenn man erwägt, welcher Process dabei stattfinden muss. So lange man sich vorstellte, dass in den Epithelien die einzelnen Zellen gewissermaßen an einander geleimt seien, konnte man es für möglich halten, durch passend gewählte Reagentien nur diese verbindende Substanz, die sogenannte Kittsubstanz, aufzulösen. Sind aber, wie wohl bei der großen Mehrzahl der Epithelien, die einzelnen Zellen durch Ausläufer ihrer eigenen Substanz kontinuirlich mit einander verbunden, so muss ein Reagens, das diese Substanzbrücken zu trennen vermag, zugleich auch tiefer eindringende Veränderungen in den Zellen selbst hervorrufen. Isolationspräparate geben freilich Gelegenheit zu schönen plastischen Zeichnungen, haben aber auf Naturtreue wenig Anspruch. Sind dagegen die Querschnitte fein genug, d. h. schließen sie höchstens 1—2 Zelllagen in der Dicke ein, so erlauben sie mindestens eben so gut wie Isolationspräparate ein genaues Studium der feinsten Einzelheiten; außerdem ermöglichen nur sie eine genaue Orientirung, worauf bei diesen Untersuchungen häufig sehr viel ankam. — Nebenher habe ich natürlich auch Macerationspräparate und Flächenansichten zur Vergleichung herangezogen.

Zur Härtung erwiesen sich Chrom- und Pikrinsäure als die geeignetsten Reagentien, indem sie die natürlichen Verhältnisse dieses Gewebes am getreuesten konservirten und zugleich die weitere Untersuchung ungemein erleichterten[1]. Pikrinsäure muss in gesättigter, Chromsäure höchstens in $^1/_6$ % Lösung angewandt werden. So wie in der Pikrinsäurelösung Schimmelbildung auftritt, was man leicht durch ein zugesetztes Stückchen Kampher verhindert, ist das Präparat als verdorben zu betrachten. Ist die Quantität der Härtungsflüssigkeit zu gering gewesen, oder kommt aus irgend einem andern Grund das Präparat mit der Luft in Berührung, so wird es durch Eintrocknung und Schrumpfung ebenfalls sofort unbrauchbar.

Um gut konservirte Präparate zu erhalten, an denen namentlich

[1] Die hier mitgetheilten Färbungs- und Härtungsmethoden sind mit geringen Abweichungen und Ausführungen dieselben, welche Flemming (1, 328 seq. u. a. a. O.) als zuverlässig erkannt und beschrieben hat. Ich halte es für angezeigt, dies hier ausdrücklich zu erklären, um nicht in den Verdacht zu kommen, mir fremde Verdienste aneignen zu wollen.

die feinsten Strukturen des Zellleibes ihre natürliche Form und Lage bewahren, möge man sich eines Kunstgriffes bedienen, der mir, seitdem ich ihn gefunden, die zuverlässigsten Dienste geleistet hat. Derselbe besteht darin, dass man die Thiere lebend in ein geschlossenes Gefäß bringt, welches so eingerichtet ist, dass das Thier durch die Härtungsflüssigkeit absolut von der Luft abgesperrt ist und auch die von ihm ausgeathmete Luft sofort entweicht. Es lässt sich dies leicht durch passende Durchbohrung des Verschlusses und öfteres Nachfüllen erreichen, oder durch ein Stückchen Drahtnetz, welches die Thiere hindert an die Oberfläche zu kommen. Die Thiere, die in den angeführten Lösungen noch viele Stunden weiterleben, pumpen sich selbst das Härtungsmittel durch ihre angestrengten Athem- und Schluckbewegungen durch den ganzen Körper, so dass dasselbe überall rasch und gleichmäßig hingelangt. Schon die große Mannigfaltigkeit der verschiedensten Kerntheilungsfiguren spricht für die in diesem Falle äußerst gesteigerte Schnelligkeit der Einwirkung. Vor dem Einlegen kleiner Hautstückchen in die Härtungsflüssigkeit hat diese Methode den Vortheil, dass dabei das bei jener unvermeidliche Ausfließen von Blut und Gewebsflüssigkeit nicht zu einem Kollabiren des Gewebes führen kann. Zur Darstellung der Intercellularstrukturen liefert diese Methode Präparate von überraschender Schönheit, was Jeder bestätigen wird, der hiervon angefertigte Schnitte betrachtet hat.

Hat das betreffende Präparat einige Wochen oder Monate, was ganz im Belieben des Untersuchers steht, in der Flüssigkeit gelegen — es empfiehlt sich sehr dieselbe ein- oder mehrere Mal zu erneuern, besonders wenn ihre Farbe sich irgend wie ändert — so wird die Chrom- resp. Pikrinsäure in fließendem Wasser ausgewaschen, was namentlich bei der letzteren bisweilen sehr lange dauert, wobei man sich wieder in geeigneter Weise gegen das Auftreten von Schimmelbildung zu schützen hat. Sobald das Wasser sich nicht mehr gefärbt zeigt, wird das Präparat herausgenommen und in verdünnten Spiritus gelegt, den man nach einigen Tagen gegen höchst rektificirten vertauscht. Vortheilhaft ist es, auch den letzteren einige Mal durch frischen zu ersetzen. Die hierbei aufgewandte Mühe lohnt sich später durch das gleichmäßige Gelingen aller Färbungen und durch die angenehme Schneidbarkeit des Präparats.

Als Färbemittel haben sich mir fast nur Hämatoxylin und Saffranin als brauchbar bewährt. Ersteres, nach der Vorschrift von Böhmer bereitet, und gut nachgedunkelt — es nimmt mit jedem

Monat an Färbekraft zu, nur muss es in gut verschlossenen Gefäßen aufbewahrt werden — eventuell auch mit destillirtem Wasser verdünnt, muss stets unmittelbar vor dem Gebrauche filtrirt werden. Schon nach einer halben Stunde giebt es schlechte Färbungen, wird aber nach wiederholtem Gebrauch durch Filtriren stets wieder gleich brauchbar. Die Schnitte müssen nicht zu groß, recht dünn und gleichmäßig sein. Hollundermark ziehe ich hierbei allen anderen Einbettungen vor. Schnitte von Chromsäurepräparaten werden in destillirtem Wasser gewaschen, um die letzte Spur der Chromsäure aus ihnen zu entfernen, in der unverdünnten Lösung kurze Zeit gefärbt — nachträgliches Wiederausziehen der Farbe aus überfärbten Schnitten durch verdünnte Säuren habe ich stets vermieden — dann in Wasser, am besten kalkhaltigem Brunnenwasser, abgespült und schließlich in Wasser, Glycerin oder Dammarlack[1] montirt. Schnitte von Pikrinsäurepräparaten werden eben so behandelt, nur nimmt man schwächere Hämatoxylinlösung und lässt die Schnitte längere Zeit darin verweilen.

Die Saffraninfärbung gelingt am besten bei Chromsäurepräparaten, schwieriger ist sie bei Pikrinsäurepräparaten, doch giebt sie auch bei diesen unter Umständen sehr schöne Färbungen. Erforderlich ist nur, dass erstens keine Spur mehr von Chrom- oder Pikrinsäure in dem Schnitt enthalten sei, und zweitens, dass der Farbstoff überall hin rasch und gleichmäßig gelangen und dem entsprechend eben so wieder ausgewaschen werden könne. Bei vielfach geschichteten Epithelien ist es desshalb nothwendig, dass der Schnitt äußerst fein sei; dagegen kann man die Haut jüngerer Larven in ziemlich großen Fetzen färben, da in ihrem Epithel besondere Verhältnisse gegeben sind, die das rasche Eindringen des Farbstoffes ermöglichen. Eben so kann man alle übrigen Gewebe, namentlich das Bindegewebe, Muskeln etc., die ein mehr lockeres Gefüge haben auch in größeren und dickeren Schnitten sehr schön mit Saffranin färben, falls nur die erste Bedingung erfüllt ist: dagegen

[1] Es ist mir sehr auffallend, dass so viele Histologen noch immer Kanadabalsam statt Dammarlack als Einschlussmasse benutzen. Dammarlack ist nicht theurer oder in seiner Anwendung unbequemer als Kanadabalsam, aber unendlich viel klarer und haltbarer; mit ihm angefertigte Präparate sehen noch nach Jahren wie frische aus. Die Bereitung desselben ist einfach: Dammarharz, Benzin und Terpentin werden zu gleichen Theilen gemischt an einen warmen Ort gestellt; sobald sich Alles gelöst hat, wird die Flüssigkeit von dem die Verunreinigung des Harzes enthaltenden Bodensatz abgegossen, und wird dann die gewünschte Konsistenz durch Verdunstenlassen im offenen Gefäße erzielt.

versagt es seine Dienste, wo die entgegengesetzten Verhältnisse sich finden, z. B. bei Knorpel- und Hornbildungen. — Die Färbung geschieht folgendermaßen: Die Schnitte werden in destillirtem Wasser abgewaschen und dann in die Saffraninlösung (Saffranin 1, Alkohol absol. 100, Aq. dest. 200) gelegt, aus der man sie nach einigen Sekunden herausnimmt, um sie in Wasser abzuspülen und in absolutem Alkohol zu entwässern, wobei zugleich der überflüssige Farbstoff wieder ausgezogen wird. Ist Letzteres geschehen — den richtigen Moment zu erkennen lehrt bald die Übung — so werden sie mit Nelkenöl durchtränkt und in Dammarlack montirt. In Wasser oder Glycerin wird sehr rasch sämmtlicher Farbstoff wieder ausgezogen, dagegen zeigten die in Dammarlack eingeschlossenen Präparate nach jahrelanger Aufbewahrung, ja selbst wenn sie wochenlang der direkten Einwirkung der Sonnenstrahlen ausgesetzt waren, noch keine Veränderung in der Färbung.

Die Vortheile des Saffranin bestehen darin, dass es die reinste Kernfärbung giebt, die man sich denken kann: nur die Kerne, ja, wie die genauere Untersuchung lehrt, nur die geformten Bestandtheile des Kerns sind gefärbt, alles Andere ist vollständig ungefärbt. Leistet es somit für die Untersuchungen über die Struktur des Kernes die besten Dienste, so ist es nichtsdestoweniger auch für die Untersuchungen der übrigen Gewebsbestandtheile von großem Nutzen; indem es die Kerne sichtbar macht und zugleich gewissermaßen eliminirt, erleichtert es die Untersuchung des Zellleibes selbst und seiner Grenzen, und weil es das Präparat nicht verdunkelt, kann man selbst an dickern Schnitten jede beliebige Stelle mit starker Vergrößerung untersuchen; kurz es besitzt alle Vortheile der Färbung ohne die Nachtheile derselben. Leider ist die Saffraninfärbung etwas launenhaft und missräth bisweilen, ohne dass man einen Grund dafür angeben kann. Hämatoxylin ist darin weit zuverlässiger, leistet auch unter Umständen annähernd dasselbe und hat den Vortheil, dass man die damit gefärbten Präparate in Glycerin längere Zeit aufbewahren kann, ehe man sie definitiv einschließt; freilich verblassen sie darin meistens allmählich, was ich auf die sehr häufige Verunreinigung des Glycerins mit Spuren von Säure zurückführen möchte, während sie in Dammarlack ihre Färbung unverändert erhalten.

Was nun das Verhältnis der Chrom- und Pikrinsäure zu einander betrifft, so würde ich der Pikrinsäure entschieden den Vorzug geben, da sie alle Gewebe gleichmäßig bedeutend besser konservirt als die Chromsäure, wenn sie nicht mehrere große Nachtheile be-

züglich der Bearbeitung des gehärteten Objektes hätte. Erstens hält es sehr schwer, die freie Pikrinsäure wieder auszuwaschen; bei kompakteren Objekten dauert es viele Tage, und dabei tritt leicht Schimmelbildung auf. Dann haben feine Schnitte die höchst unangenehme Eigenschaft, sich beim Übertragen aus einer Flüssigkeit in die andere um den Schnittfischer, Nadel etc. aufzurollen, wodurch sie jedes Mal verloren gehen; bei wirklich guten Schnitten gelingt es regelmäßig unter zehn Fällen nur einmal, einen solchen in richtiger Lage auf den Objektträger zu bringen. Es begreift sich, dass dieser störende Umstand die Untersuchungen ungemein aufzuhalten geeignet ist.

Osmium erhält die Form der Zellen meistens sehr gut (nicht die der Kerne; Flemming l. c.) und dient unter Umständen zugleich als gutes Tinktionsmittel; es hat aber den Übelstand, dass es die Durchsichtigkeit des Präparats zu sehr beeinträchtigt. In einzelnen Fällen hat es mir gute Dienste geleistet; im Allgemeinen aber kann ich es für Epithelien nicht besonders empfehlen. Färbungen lassen sich dabei mit Hämatoxylin und Karmin ausführen, gewähren aber wenig Vortheil.

Die chromsauren Salze, besonders doppeltchromsaures Kali, sind ein bequemes Härtungsmittel, wenn man auf die Genauigkeit der feineren Details verzichtet; ausgewässert und in Alkohol aufbewahrt sind die damit gehärteten Präparate angenehm zu schneiden und mit Hämatoxylin leicht zu färben. Dazu kommt, dass diese Methode wenig Mühe verursacht, da auf Zeit, Koncentration etc. wenig ankommt. Die Struktur des Zellleibes erhalten sie annähernd gut, namentlich verursachen sie nicht so leicht Quellungen und Vakuolenbildung, wie die Chromsäure; trotzdem stehen sie auch hierin der Chrom- und Pikrinsäure nach und für Untersuchungen der Zellkerne sind sie gänzlich unbrauchbar; vgl. Flemming (1. 334 u. 5).

Über die Wirkung der Goldsalze werde ich weiterhin Näheres mittheilen.

Spiritus erwies sich als das denkbar ungünstigste Härtungsmittel für Epithelien. Ich habe es nicht für überflüssig gehalten, eine Abbildung von einem damit gehärteten Präparat zu geben, um den Unterschied zwischen einem solchen und einem gut konservirten zu zeigen (Fig. 15 u. 16). Ich bemerke dazu, dass die Schrumpfung oft noch viel weiter geht, so dass das ganze Epithel aus flachen ho-

mogenen Zellen mit scharflinigen Grenzen und undeutlichen Spuren von Kernen besteht[1].

Schnitte von gefrorenen Hautstücken, Zupfpräparate von frischer Haut in Wasser, Jodserum, Kochsalzlösung habe ich namentlich zu Kontrollversuchen benutzt.

Außer mit Saffranin und Hämatoxylin habe ich eingehend mit noch vielen anderen Tinktionsmitteln experimentirt, mit den verschiedensten Anilinfarbstoffen und den Karminarten. Keines kam den beiden erstgenannten gleich, selbst nicht Pikrokarmin, das ich sonst immer sehr brauchbar gefunden, das aber bei diesem Gewebe nicht genügend reine und exakte Färbungen giebt.

Um nun auch noch den Weg anzugeben, auf dem ich den Werth der verschiedenen Methoden festzustellen gesucht habe, so war ich bemüht, die verschiedenen Reagentien unter möglichst gleichartigen Bedingungen einwirken zu lassen und verglich dann die dabei erhaltenen Resultate. Als Norm betrachtete ich die durch direkte Beobachtungen am lebenden Thiere gewonnenen Resultate. Bei der Larve wurden dieselben im ausgedehntesten Maße angestellt, nach der bei Flemming (4, 305) angegebenen Weise; beim erwachsenen Thiere war ich auf möglichst frische überlebende Präparate angewiesen. Ein sehr brauchbares Kriterium geben die typischen Kerntheilungsfiguren, ferner die Intercellularstrukturen, u. a. m.

---

[1] Diese ungenügende Konservationswirkung des Spiritus macht es leider unmöglich, die Epidermis solcher Thiere zu untersuchen, die einem lebend nicht zugänglich sind, da die Exemplare der Sammlungen stets in Spiritus aufbewahrt werden. Da der Spiritus zugleich die Epidermis allmählich macerirt, und dadurch das Aussehen der Thiere verändert, wäre es wünschenswerth, eine Methode zu kennen, vermittels welcher dasselbe zugleich mit der Epidermis gut konservirt würde. Bei kleineren Thieren, z. B. Salamander, lässt sich diese, den Histologen und den Zoologen gleich sehr interessirende Aufgabe durch die oben mitgetheilte Härtung mit Chrom- oder Pikrinsäure leicht erreichen. Einer Ausführung im Großen würde die einfache Technik und der Kostenpunkt (die betreffenden Lösungen sind sehr billig und es würde durch Ersparung von Spiritus sich diese Methode wahrscheinlich als weniger kostspielig erweisen wie die jetzige der Konservirung durch Spiritus allein) nicht im Wege stehen, doch scheint sie bei größeren Thieren nicht ausführbar. Wenigstens ergaben die Versuche, die ich im Frühjahr v. J. in Gemeinschaft mit Herrn Baurath Brehms in Eutin in der unter seiner Leitung stehenden Fischbrutanstalt zu Grehmsmühlen mit größeren Fischen anstellte, ein negatives Resultat. Immerhin wäre noch zu versuchen, ob nicht durch Ausspritzen des Darmkanals oder des Gefäßsystems und durch besseren Schutz gegen das Auftreten von Schimmelbildung bessere Resultate zu erzielen sind.

Die Epidermis des gefleckten Salamanders.

In den Amphibien haben wir den Übergang von den Wasserthieren zu den Landthieren, von den Fischen zu den höheren Wirbelthierklassen. Bei den typischen Vertretern dieser Klasse sehen wir dies aufs auffälligste dokumentirt durch den ganzen Habitus: das Thier wird, um mich so auszudrücken, als Fisch geboren und wandelt sich während seines Lebens um in ein Reptil. Aber wie schon in der äußeren Form, so findet sich dieses Verhältnis ganz besonders in der Struktur der Epidermis ausgeprägt. Es ist dies Verhalten ja auch ganz verständlich durch die hohe Bedeutung, die dieses Organ dadurch gewinnt, dass es den Verkehr mit dem umgebenden Medium vermittelt: als Larve ist das Amphibium wie die Fische auf den Wasseraufenthalt angewiesen, erwachsen ist es ein reines Landthier[1]. Wenn nun die Epidermis der Larve von der des erwachsenen Thieres grundverschieden ist, wenn bei der einen Einrichtungen und Verhältnisse vorkommen, die bei der anderen fehlen; wenn die zweite nicht eine bloße Weiterausbildung, sondern eine wirkliche Umwandlung der ersten vorstellt: so wird es sich auch bei der Beschreibung erforderlich zeigen, die beiden gesondert zu behandeln. Der Übergang von der einen zur andern ist natürlich nicht ganz unvermittelt, aber doch ziemlich genau markirt: bei dem ganzen Thier durch den Verlust der Kiemen und des medianen Flossensaums, bei der Epidermis speciell durch eine Häutung.

A. Die Epidermis der Larve.

Bei eben geborenen oder künstlich entbundenen, aber bereits extra-uterin weiter zu leben befähigten Larven zeigt die Epidermis eine scharfe Sonderung in zwei Schichten, die ich, wiewohl etwas gewagt, mit der für die analogen Verhältnisse beim erwachsenen Salamander und den höheren Wirbelthieren üblichen Benennung als Stratum mucosum und Stratum corneum bezeichnen werde. Jede

[1] Letzterem widerspricht scheinbar, dass manche Amphibien, z. B. einige Tritonen, auch nach der Metamorphose ausschließlich im Wasser leben. Ich verweise indessen auf den am Schluss der Arbeit befindlichen, allgemeine Betrachtungen überschriebenen Abschnitt, wo ich die Gesichtspunkte aus einander gesetzt habe, nach denen ich die Wirbelthiere in Landthiere und Wasserthiere unterscheide.

Schicht besteht zu dieser Zeit aus einer einfachen Lage von Epidermiszellen. Das Stratum corneum behält diesen Bau, das Stratum mucosum bildet im weiteren Verlaufe mehrfache Lagen, und einzelne Zellen gehen eine besondere Umwandlung ein, sie werden zu den von Leydig so genannten Schleimzellen. Am Schlusse des Larvenlebens bildet sich eine wirkliche Hornschicht, und das Stratum corneum der Larve wird durch eine Häutung abgestoßen.

Stratum corneum. Bei den jüngsten der von mir untersuchten Larven besteht die Epidermis aus zwei Zellschichten; die Zellen der unteren Schicht sind annähernd kubisch, die der oberen abgeplattet (Fig. 1, 2). Die Kerne sind relativ groß, ihre Form folgt im Allgemeinen hinsichtlich ihrer Ausdehnung in den drei Hauptdimensionen der Form der Zelle. Die Kerne der oberen Schicht sind demgemäß mehr oder minder abgeplattet; sie liegen ungefähr in der Mitte der Zelle, mit ihrer oberen Fläche den Cuticularsaum berührend.

Die Hornschicht ist dadurch charakterisirt, dass ihre Zellen an dem oberen[1], freien Ende den bekannten gestrichelten Cuticularsaum tragen. Letztere Bildung hat zu vielfachen Untersuchungen Anlass gegeben, an denen sich Eberth, F. E. Schulze, Langerhans u. v. A. betheiligt haben. Der Punkt, um den sich diese Untersuchungen hauptsächlich drehten war die Frage: ob die Streifung ein Ausdruck von Porenkanälen sei? Die Beantwortung fiel im Allgemeinen bejahend aus, es bestanden nur noch Differenzen über die Angaben, wie weit dieselben reichten, da einige Autoren, namentlich in der letzteren Zeit, angaben, dass sie nicht den ganzen Saum durchsetzten.

Es lag mir vor Allem daran, festzustellen, worin die in dem Cuticularsaum sich kundgebende Differenzirung des Zellprotoplasma bestände. Im hiesigen physiologischen Laboratorium unter der gütigen Leitung des Herrn Geh. Rath Prof. Kühne angestellte Versuche mit der sogenannten Verdauungsmethode bestätigten meine Vermuthung, dass der Cuticularsaum eine Hornbildung ist. Diese Wahrnehmung, zusammengehalten mit der Thatsache, dass es mir nie gelang, bei ausgedehnten Beobachtungen an der lebenden Larve

[1] Die Ausdrücke »oben, unten, senkrecht, wagerecht« und ähnliche, die ich der Kürze wegen anwenden werde, beziehen sich natürlich auf die freie Oberfläche der Epidermis. Die Zeichnungen sind stets nach demselben Princip orientirt.

etwas aus den angeblichen Porenkanälen austreten zu sehen (über die Berechtigung dieser Begründung siehe unter der Rubrik: Intercellularstrukturen), ließ mich schließen, dass die Streifung nicht von Kanälen herrühre, dass vielmehr der Cuticularsaum eine weitere Ausbildung resp. eine Rückbildung eines früheren andersartigen Zustandes sei, indem aus einer physiologisch höher stehenden früheren Einrichtung ein bloßes Schutzgebilde geworden war. Bei der Wichtigkeit, die diese Frage dadurch gewinnt, dass wir ähnliche Bildungen im Darm auch der höheren Wirbelthiere wiederfinden, muss ich es mir vorbehalten, sie an einem andern Ort nächstens eingehender zu behandeln, hier sei nur so viel gesagt: ich sehe den Cuticularsaum als eine Rückbildung eines früheren Flimmerbesatzes an. Nachdem die specifische Funktion des die Körperoberfläche bekleidenden Wimperepithels überflüssig geworden war, bildete sich dasselbe in ein Organ um, welches bestimmt war den Organismus gegen schädliche äußere Einflüsse zu beschützen. Die Verhältnisse des Tractus intestinalis lassen sich leicht damit vereinigen. In der ererbten Anlage hat derselbe unbestreitbar ein Wimperepithel: in dem der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung dienenden Abschnitt fand aus denselben Gründen wie oben eine Rückbildung des Wimperbesatzes statt, während in dem Abschnitt, der eines solchen Schutzes nicht bedurfte, dem Respirationsorgan, die bestehende, oder auch nur potentia vorhandene, Wimperung, bleiben resp. sich weiter ausbilden konnte. Ohne aber näher hierauf einzugehen, will ich nur kurz anführen, was mich zu dieser Annahme geführt hat. Man sieht nämlich bei noch nicht ganz ausgetragenen Larven, dass die betreffenden Zellen auf dem Cuticularsaum einen dichten Besatz kurzer steifer Härchen tragen, der an Dichtigkeit der Strichelung des Cuticularsaums entspricht und über die ganze Körperoberfläche verbreitet ist. Die Härchen sind mit schwachen Immersionssystemen deutlich wahrzunehmen, aber nur an der lebenden Larve oder an frischen Hautstücken mit Zusatz von Wasser. Alle von mir versuchten Reagentien, selbst schwache Osmiumsäure, zerstören sie sofort. Auf Flächenansichten sieht man sie im optischen Querschnitt als helle Punkte oder, wenn sie sich umgelegt haben, der Länge nach; an solchen Stellen aber, wo sich ein frisch abgezogener Hautfetzen in Falten gelegt hat, kann man sich davon überzeugen, dass sie frei über die Oberfläche emporragen. Wegen ihres geringen Widerstandsvermögens gegen Reagentien gelang es mir leider nicht, sie weiter in den Cuticularsaum hinein zu verfolgen. Ihre Länge kam bei den von mir beobachteten, nicht

mehr ganz jungen Embryonen der Dicke des Cuticularsaums ungefähr gleich.

Die Struktur der Zellen zeigt in derselben Altersstufe keine bedeutenden Abweichungen. Stark abgeplattet sind sie über den Augen, über die sie sich als durchsichtige Haut hinwegziehen, wobei jedoch Zellkern und Zellgrenzen an gehärteten Präparaten vollständig deutlich zu erkennen sind.

Die Hornschicht überzieht die ganze Körperoberfläche als eine zusammenhängende Schicht, die abgesehen von Mund, Kloake und Kiemenspalten nur zweierlei Unterbrechungen erleidet, an den Organen der Seitenlinie, deren mittleren Theil sie, wie LANGERHANS bereits angegeben hat (10, 746) unbedeckt lässt[1], und an den Mündungen der Hautdrüsen. Bei den letzteren kleidet sie die Ausführungsgänge durch die ganze Dicke der Epidermis hindurch aus und lässt sich der Cuticularsaum eben so weit verfolgen.

In den sogenannten Schaltzellen, die LANGERHANS (10, 746) beschrieben hat, vermag ich, diesem Autor entgegen, eine besondere Zellart nicht zu erkennen. Man sieht sie in der eigentlichen Epidermis, wiewohl im Ganzen nicht sehr häufig, am besten im ersten Monat. In der ausgeprägtesten Form sind sie in senkrechter Richtung bedeutend stärker entwickelt als die übrigen Zellen des Stratum corneum, die freie Oberfläche ist bedeutend kleiner, der Kern liegt weiter vom Cuticularsaum ab (Fig. 2 a^1; vgl. die Abbildungen bei LANGERHANS l. c.). Man trifft zur gleichen Zeit alle Übergänge bis zur gewöhnlichen Form, und bei älteren Larven sind sie überhaupt nicht mehr aufzufinden[2]. Im Übrigen habe ich außer diesem Uberwiegen des senkrechten Durchmessers nie etwas gefunden, was mich hätte berechtigen können anzunehmen, dass sie außer einer später verschwindenden Abweichung in der Form von den übrigen Hornschichtzellen verschieden seien.

Das Stratum corneum zeigt bis zum vierten Monat wenig Ver-

[1] In der zweiten Hälfte der Larvenzeit jedoch ändert sich dieses Verhalten; s. unter »Nerven und nervöse Organe«.

[2] Eine Ausnahme hiervon macht nur der Theil der Epidermis, der sich über die Augen hinwegzieht. Hier findet man sie in der ausgeprägtesten Form und sehr zahlreich; der Durchmesser ihrer freien Oberfläche beträgt oft nur ein Zehntel von dem der angrenzenden Zellen. Sie finden sich hier auch noch z. Th. beim Erwachsenen. Über die auffallenden Erscheinungen, die das Cornea-Epithel darin aufweist, dass es auf einer relativ niedrigen Entwicklungsstufe stehen bleibt, werde ich im weiteren Verlaufe noch Gelegenheit haben zurückzukommen.

änderungen des oben geschilderten Verhaltens. Seine Zellen vermehren sich auf dem Wege der von Flemming so benannten indirekten Zelltheilung, stets in der Horizontalebene, entsprechend der Größenzunahme der Oberfläche, nie in senkrechter Richtung. Während das Stratum corneum bei den jüngsten Thieren eine annähernd geradlinige Grenze gegen das Stratum mucosum bildete (Fig. 1, 2), rücken bei etwas älteren Thieren seine Zellen mehr auf die Lücke der darunter liegenden, drängen sich mit ihrem unteren Ende wie mit einem stumpfen Fortsatz zwischen sie und bilden so, je zwei an einander grenzend, eine Art Kuppel zur Aufnahme der mehr kugelförmigen Zellen der Schleimschicht (Fig. 3); besonders auffällig da, wo sich eine derselben zu einer Leydig'schen Zelle umgewandelt hat (Fig. 4, 5). Allmählich verwischt sich dies Verhältnis wieder mehr, indem die Zellen der Schleimschicht sich zu zwei oder mehr Lagen vermehren, und bleibt nur da bestehen, wo sich eine Leydig'sche Zelle fest unter die Oberfläche lagert (Fig. 10). Die Zelle plattet sich nun mehr und mehr ab, besonders auch der Kern, während der Cuticularsaum noch annähernd dieselbe Breite behält (Fig. 10, 11). Gegen Ende des vierten Monats nimmt auch dieser ab und wird gleichzeitig homogener. Kurz vor der Häutung ist der ganze Zellinhalt homogener geworden, nur die Kerne sind noch deutlich wahrnehmbar; letztere liegen der unteren Zellwand fest an und bleiben stets etwas von der oberen entfernt, wodurch sich dieses Stadium von dem nach der ersten Häutung vorhandenen definitiven, wirklichen Stratum corneum unterscheidet (Fig. 12).

Die Häutung findet in der ersten Hälfte des fünften Monats statt. Die abgestoßene Haut besteht aus einer einfachen Lage platter polygonaler Zellen mit deutlich contourirtem, bisweilen doppeltem (s. unter »Schleimzellen«) Kerne und stärkerer oder schwächerer Pigmentirung. Die Einstülpungen an den Drüsenmündungen sind deutlich erhalten, dagegen gelang es mir nicht solche Stellen aufzufinden, die mit Sicherheit als den Seitenorganen entsprechend gedeutet werden konnten. Hervorheben muss ich noch, dass mit Ausnahme der Drüsenmündungen die abgestoßene Haut eine geschlossene Membran darstellte und dass sich auch hier nirgends Andeutungen fanden, dass die Zellränder von einander gewichen seien, um etwas aus der Epidermis auf die Oberfläche treten zu lassen, Andeutungen nämlich von einem Vorgang, den man für die Entleerung des Sekrets der Leydig'schen Zellen postulirt hat.

Stratum mucosum. Bei den unter Kunsthilfe oder auf natürlichem Wege geborenen lebensfähigen Larven besteht diese Schicht, wie schon erwähnt, aus einer einfachen Lage »kubischer« Zellen. Dies Verhältnis ist aber nicht bleibend[1]; bei zwei Monate alten Larven könnte man von zwei, einen Monat später von drei Lagen sprechen, wenn sich dann überhaupt noch einzelne Lagen unterscheiden ließen. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Cornea und die Kiemenblätter, deren Epithel stets zweischichtig bleibt. Die eigentlichen Zellen des Stratum mucosum haben keine typische Form, ihre Gestalt wird bedingt durch Accommodirung an einander und an gewisse Elemente, die durch Form und Beschaffenheit sich von ihnen unterscheiden (Leydig'sche Zellen, Pigmentzellen, Flaschenzellen) und gesondert besprochen werden sollen. Sie vermehren sich durch Theilung in der von Flemming (l. c.) geschilderten Weise und zwar meistens in horizontaler oder schräger, selten in genau senkrechter Richtung. Bei gut genährten Larven sieht man stets einen bedeutenden Theil ihrer Kerne die verschiedenen Kerntheilungsfiguren aufweisen.

Die Zelle zeigt im Allgemeinen eine gleichmäßige Ausdehnung in den drei Hauptdimensionen, so weit dies nicht durch die Leydig-schen Zellen modificirt wird, die stets ihre eigenthümliche Form auf Kosten der umgebenden Zellen bewahren. Der Kern ist rundlich, kugelförmig oder in einer Richtung mehr oder minder abgeplattet, und liegt in der Mitte der Zelle. Bisweilen zeigt er seichtere oder tiefere Einschnürungen, über die Flemming ausführlicher berichtet hat (4, 314).

Das Protoplasma der Zelle ist körnig, während des Lebens ziemlich trübe und zeigt nie besondere Strukturen. Die Begrenzung der Zelle nach außen wird durch eine dichtere Modifikation des Protoplasmas gebildet, die aber nach dem Inneren zu keine scharfe Abgrenzung zeigt, sondern in allmählichem Übergange hervortritt. Die Zelle besitzt also im strengsten Sinne keine eigentliche Zellmembran, ich habe aber der Kürze wegen diesen Namen für die modificirte wandständige Protoplasmaschicht beibehalten. Über die Verbindung der Zellen unter sich durch Fortsätze der Zellmembran werde ich in einem besonderen Abschnitte sprechen.

[1] Ich habe bereits früher (18, 7 Anm.) ausgeführt, dass die Behauptung von Langerhans, das Hautepithel wäre und bliebe zweischichtig, auf einem Irrthum beruht, hervorgerufen dadurch, dass der Autor keine älteren Larven untersucht hat.

Im vierten Monat plattet sich die oberste Zelllage mehr und mehr ab, sie bildet eine ausgesprochene besondere Schicht: der Zellleib wird homogener und zur Zeit, wo die erste Häutung — Larvenhäutung — stattfindet, zeigt sie als definitive Hornschicht denselben Bau, den dieselbe bei den erwachsenen Thieren besitzt (Nr. 13).

Die Leydig'schen Zellen. Diese von Leydig entdeckte und Schleimzellen benannte Zellart habe ich bereits in einer besonderen Arbeit ausführlicher behandelt (s. Einleitung): ich will mich hier nur darauf beschränken ein kurzes Résumé der hauptsächlichsten Resultate zu geben und muss Betreffs der näheren Ausführung auf jene Arbeit verweisen.

Die Leydig'schen Zellen entstehen durch allmähliche Umwandlung aus den Zellen des Stratum mucosum, so lange das letztere aus einer einzigen Lage besteht, und findet man um die Zeit der Geburt alle möglichen Übergänge: Aufhellung des Inhalts, Schrumpfung des Kerns, Auftreten von Vacuolen und Protoplasmasträngen etc. Bald nach der Geburt endet diese Art der Entstehung, und die weitere Vermehrung geschieht auf dem Wege der indirekten Zelltheilung, vorwiegend in mehr senkrechter Richtung.

Die Leydig'schen Zellen sind bedeutend größer als die sie umgebenden Epidermiszellen. Ihr Hauptcharakteristicum besteht in einer eigenthümlichen Vacuolisirung des Zellinhalts. Diese Vacuolen sind mit einer klaren, vielleicht schleimartigen Flüssigkeit gefüllt, die durch die meisten Reagentien in kleineren oder größeren Körnern gerinnt. Das Protoplasma der Zelle wird durch die Vacuolisirung gezwungen die Form eines Netzes anzunehmen: die Maschen des Netzes sind am Kern sehr dicht und werden nach der Peripherie zu weiter, wodurch zugleich die wandständige Protoplasmaschicht mehr das Aussehen einer Membran s. str. gewinnt. Wenn man davon absieht, dass die Vacuolisirung das Primäre ist, so kann man sagen, dass das Protoplasma sich zu einem netzförmigen Gerüstwerk angeordnet hat, das zwischen Kern und Zellmembran ausgespannt ist. Dieses Netzwerk ist an frischen Präparaten deutlich wahrnehmbar, an gehärteten, namentlich aus den ersten Monaten, wird es meistens durch die körnigen Gerinnungen des Vacuoleninhalts verdeckt.

Der Kern zeigt in den ersten Monaten wenig Verschiedenheit gegenüber dem der Nachbarzellen, später wird er bedeutend kleiner, zeigt tiefe Einschnürungen, längere und kürzere Zacken und wird

immer weniger lichtbrechend, so dass es im vierten Monat schwer wird, ihn von dem umgebenden Protoplasmanetzwerk zu trennen; nur mittels der Saffraninfärbung gelingt es nachzuweisen, dass der Kern vollkommen selbständig bleibt und nicht etwa seine Ausläufer mit den Protoplasmasträngen in Verbindung treten. Um diese Zeit bestehen zwei deutliche Lagen von LEYDIG'schen Zellen, eine obere und eine untere (Fig. 8, 9). Von der oberen ist nach der Häutung keine Spur mehr aufzufinden, sie scheint bei dieser Gelegenheit ebenfalls abgestoßen zu werden; an der abgestoßenen Zellschicht habe ich zwar nie Überreste von ihnen nachweisen können, sie sind aber so plötzlich verschwunden, dass mir keine andere Möglichkeit der Erklärung übrig bleibt. Die unteren Zellen machen jetzt den umgekehrten Entwicklungsgang durch: der Kern wird größer, mehr abgerundet, unterscheidet sich schließlich nicht mehr von den Nachbarkernen; die Zelle selbst wird kleiner, die Stränge des Protoplasmanetzes werden dicker, sind weniger deutlich vom übrigen Zellinhalt zu unterscheiden und verwischen sich schließlich gänzlich, oder logisch richtiger ausgedrückt, die Vacuolisirung des Zellprotoplasmas verschwindet allmählich und damit auch die durch sie bewirkte netzförmige Anordnung des letzteren. Um die Zeit der Vollendung der Metamorphose sah ich auf großen Strecken nur noch an wenigen Stellen die letzten Stadien dieser regressiven Umwandlung (Fig. 13), und bei bereits ans Land gegangenen Thieren fand ich von den LEYDIG'schen Zellen keine Spur mehr.

Über die eigenthümliche auf der Außenfläche der Zellmembran auftretende netzförmige Zeichnung verweise ich auf den Abschnitt »Intercellularstrukturen«, wo dieselbe eingehender behandelt ist.

Von der Zeit an, wo die Trennung der LEYDIG'schen Zellen in zwei Schichten vor sich geht, sieht man unter den langgestreckten Zellen, die fast die ganze Dicke der Epidermis einnehmen, manche mit zwei wohlausgebildeten Kernen, ohne dass an der Zelle selbst die entsprechenden Erscheinungen der Theilung wahrzunehmen sind (Fig. 7). Diese Unterbrechung oder Verkümmerung der Zelltheilung scheint auf einen gewissen Mangel an Lebensenergie in den betreffenden Zellen hinzudeuten. Man trifft ähnliche Bilder sehr häufig in der oberen Epidermisschicht, die ich als Stratum corneum larvale bezeichnet habe, sobald die Larve sich der Häutung nähert, zu welcher Zeit diese Schicht Veränderungen erleidet, die man wohl als ein Weiterfortschreiten des vorher nur in dem Cuti-

cularsaum zur Wirkung gekommenen Verhornungsprocesses bezeichnen kann. In dem Amnionepithel ausgetragener Wirbelthierembryonen habe ich ebenfalls diese Erscheinung häufig beobachtet. Ich möchte also annehmen, dass das Auftreten zweikerniger Zellen bei diesen Geweben als eine aus verminderter vitaler Energie des Gewebes hervorgegangene Verkümmerung der Zelltheilung anzusehen ist, und dass wir umgekehrt aus dem Erscheinen zweikerniger Zellen, sofern es nicht durch die Untersuchungsmethode (FLEMMING, 6) hervorgerufen ist, bei diesen Geweben darauf schließen können, dass sich dieselben nicht weiter fortbilden, sondern einer Rückbildung anheimgefallen sind. Weiteres über die Bedeutung zweikerniger Zellen findet man in der citirten Arbeit von FLEMMING.

Der Kern der LEYDIG'schen Zellen liegt im ersten Monat in der Mitte der Zelle, später rückte er mehr nach unten, gegen die Zeit der Häutung liegt er sehr nahe der unteren Zellwand. Wenn dagegen die Zellen der unteren Schicht sich in gewöhnliche Schleimschichtzellen zurückbilden, rückt auch der größer werdende Kern wieder mehr in die Mitte zurück. Vgl. die betreffenden Abbildungen.

Über die Funktion dieser räthselhaften Gebilde habe ich in meiner erwähnten früheren Arbeit eine Hypothese aufgestellt, deren Bestätigung oder Widerlegung ich weiteren Untersuchungen anheimgeben muss.

Die LEYDIG'schen Zellen, die vor nunmehr 27 Jahren entdeckt und seitdem von einer großen Anzahl Autoren ausführlicher bearbeitet sind, haben vor Kurzem das Schicksal gehabt, von Herrn Professor PEREMESCHKO in Kiew beim Triton, wo sie F. E. SCHULZE 1867 beschrieb, neu entdeckt und neu getauft zu werden. Dem ausgesprochenen Wunsch des Autors Betreffs einer näheren Untersuchung dieser neuen Zellart habe ich durch schleunige Übersendung meiner diesen Gegenstand behandelnden Arbeit nachzukommen gesucht. In einem später erschienenen Aufsatz nimmt nun PEREMESCHKO von den in meiner Abhandlung erwähnten früheren Bearbeitungen, so wie auch von meinen Angaben Notiz, jedoch namentlich von letzteren in einer so besonderen Weise, dass ich mich hier auf eine eingehendere Kritik einlassen muss.

Wir haben allerdings verschiedene Thiere — Salamander- und Tritonenlarven untersucht, indessen können die Unterschiede nicht so groß sein, wenn es sich bei so nahe verwandten Thieren um Organe von hoher physiologischer Differenzirung, womit ja die Konstanz Hand in Hand zu gehen pflegt, handelt. Und solche Organe haben wir hier vor uns. Denn es wäre doch undenkbar, dass so auffallende Gebilde mit so komplicirter Struktur, die in der ganzen Epidermis so zahlreich und in so regelmäßiger Anordnung vorhanden sind, nicht auch ihre ganz bestimmte und wichtige Funktion haben sollten. PEREMESCHKO scheint allerdings anderer Ansicht zu sein. Nach dem, was er in seiner ersten

Arbeit angiebt (16, 447) entstehen und vergehen die Zellen in kurzer Zeit, in wenig Stunden, je nach den äußeren Einflüssen. Ich muss dagegen entschieden die Richtigkeit meiner früheren Angaben behaupten, die sich auf langdauernde Beobachtungen an lebenden Thieren und an vielen tausenden Schnitten von mehreren hundert Larven der verschiedensten Lebensperioden stützen. Dass überhaupt die Epidermis der typischen Wasserthiere — Fische und Amphibienlarven — physiologisch viel höher steht und eine viel reichere Entwicklung an specifischen Organen besitzt, als bei den höheren Wirbelthierklassen, wird mir Niemand bestreiten; ich brauche nur an die reiche Entfaltung nervöser Organe zu erinnern, die in Ermangelung zutreffender Analogien bei den höheren Wirbelthierklassen Leydig veranlasst haben, sie als Organe eines sechsten Sinnes aufzufassen. Eben so wenig nun wie die als Seitenorgane bekannten Gebilde können die Leydig'schen Zellen durch äußere Eingriffe veranlasst werden binnen kurzer Zeit aufzutreten oder wieder zu verschwinden. Beide Organe haben überhaupt große Ähnlichkeit in ihren Lebensschicksalen: sie werden angelegt vor der Geburt, als Differenzirung der Epidermis, und gehen mit dem Aufhören des Wasseraufenthalts wieder zu Grunde, indem sie sich in Epidermiszellen zurückbilden, wodurch sie zugleich aufs deutlichste bekunden, dass sie speciell dem Wasserleben angepasste Organe sind. Aber die falschen Ansichten Peremeschko's erklären sich aus den fehlerhaften Untersuchungsmethoden resp. aus der Vernachlässigung der durch seine, wie ja überhaupt alle Untersuchungsmethoden gegebenen Fehlerquellen. Reizungen der Epidermis mit Kochsalz, Alkohol, Äther, Glycerin sind bei einem so empfindlichen Gewebe ganz bedenkliche Eingriffe; selbst wenn die Thiere dieselben überstehen, so beweist dies Resultat nichts, als deren große Lebenszähigkeit, nie aber, dass die Epidermis durch diese Mittel nicht verändert werde. Wenn der Autor aber diese Mittel für indifferent hält, dagegen z. B. die als Härtungsmittel so vorzügliche Chromsäure beschuldigt nur Artefakte zu liefern, die man ja nicht mit den ähnlich aussehenden Erscheinungen am lebenden Kerne verwechseln dürfe (16, 456) — so überlasse ich das Urtheil über seine Methoden den sachverständigen Beurtheilern, indem ich mich darauf beschränke, auf die Angaben von Flemming (4—6) zu verweisen.

Um nun auf einige Einzelheiten in den beiden Arbeiten Peremeschko's einzugehen, so sind die meisten Veränderungen, die derselbe an den Leydig-schen Zellen beobachtet hat, wohl als Wirkungen der angewandten sehr energischen Reagentien (der Autor beschreibt sie als unschuldige »Reizungen der Körperoberfläche«) aufzufassen. Dahin gehören die Lokomotion des Kerns, Auftreten von Vacuolen, die ihre Stelle ändern können, Veränderungen dieser Vacuolen (nicht zu verwechseln mit den Vacuolen, die die netzartige Anordnung des Protoplasmas veranlassen, sondern wirkliche Artefakte) und vor Allem, Alles was über amöboide Ausläufer der Epidermiszellen gesagt ist (16, 440 seq.). Letzteres würde eigentlich in dem nächsten Abschnitt berücksichtigt werden müssen, ich nehme es indessen vorweg, da es nur in der Rubrik: »de erroribus« Bedeutung beanspruchen kann. Ich habe mich der Mühe unterzogen, die Untersuchungen Peremeschko's in dieser Hinsicht im ausgedehnten Maßstabe zu wiederholen und bin allerdings dazu gelangt, seine Angaben bestätigen zu können, jedoch mit der Einschränkung, dass eben — Alles Kunstprodukt ist. Die mit dünnen Strichen durchsetzten Spalten zwischen den Zellen sind die in allen Epithelien, besonders deutlich in der Epidermis vorkommenden Intercellular-

räume mit den dieselben durchsetzenden Intercellularbrücken, und die davon gegebene Zeichnung ist auch zutreffend; aber weiter auch nichts. Durch Zusetzen von verschiedenen Reagentien, namentlich stark verdünnten Säuren, kann man die Intercellularlücken stark aufquellen machen, ebenfalls durch Einwirkung von reinem Wasser auf Theile, in denen die Blutcirkulation stockt, namentlich bei abgeschnittenen Stücken; durch andere Reagentien wieder, ferner durch langsames Eintrocknen oder durch wasserentziehende Mittel werden die Brücken zum Verschwinden gebracht und die Zellen legen sich fest an einander; aber wie man dies als amöboide Bewegung, die Intercellularbrücken darnach als »amöboide Ausläufer der Zellen« bezeichnen kann, ist mir unfassbar. Bei unverletzten Larven, die man schonend ohne jeglichen Zusatz als Brunnenwasser untersucht, sieht man, wie ich mich durch die ausgedehntesten Kontrollversuche überzeugt habe, nichts davon.

In seinem zweiten Aufsatz (17) erwähnt Peremeschko die Arbeiten der Autoren, die sich bis jetzt mit dieser Zellart beschäftigt haben, wobei er auch meiner Arbeit mit kurzen Worten gedenkt. Den ganzen Unterschied der Resultate unserer Beider Beobachtungen fertigt er mit den wenigen Worten ab: 1) dass er sich von der Existenz der Zellmembran nicht habe überzeugen können, 2) dass einige Ergebnisse seiner Untersuchungen gegen die von mir aufgestellten drei Perioden im Leben dieser Zellen zu sprechen schienen, er aber im Übrigen diese Aufstellung weder bestätigen noch bestreiten könne. Was den ersten Punkt anlangt, so habe ich leider in jener Arbeit versäumt, näher zu definiren, was ich unter Membran verstehe. Wie bei den gewöhnlichen Zellen des Stratum mucosum, so leugne ich auch hier das Bestehen einer wirklichen Membran, d. h. einer besonderen Wand, die von dem Protoplasma, welches sie einschließt, getrennt ist; eben so wie bei jenen Zellen wird auch hier die Begrenzung der Zellen nach außen durch eine dichtere Modifikation des Protoplasmas gebildet, die nach innen zu ohne scharfe Grenze in das übrige Protoplasma übergeht. Indessen ist bei diesen Zellen durch die Vacuolisirung des Zellinhalts, welche das eigentliche Protoplasma auf die netzförmigen Stränge zusammendrängt, und dadurch, dass sich diese Vacuolen namentlich nach der Peripherie zu ausbilden und dort in Folge dessen die Maschen sehr weit, die Stränge sehr zart werden, ein so eigenthümliches Bild geschaffen, dass, wenn irgend wo, so gewiss hier sich die Beibehaltung des Worts Membran rechtfertigen lässt. Wenn man von der Entwicklung absieht und rein beschreibend verfährt, so muss man nach der Betrachtung der Zelle am lebenden Thiere und an gehärteten Präparaten sich so ausdrücken: Die Zelle wird nach außen zu durch eine scharf doppeltcontourirte Hülle abgeschlossen, die, im Übrigen von gleichmäßiger Dicke, zweierlei Verdickungen aufweist: 1) nach innen zu kleine Hervorragungen, die sich in die Stränge des Netzwerkes fortsetzen, 2) auf der äußeren Seite rippenartige, unter einander netzförmig verbundene Erhebungen, von denen aus in Intervallen die intercellularen Fortsätze entspringen (vergl. Flemming 4, 314). Doch dieser Punkt ist mehr nebensächlich, von desto größerer Bedeutung der zweite. Ich hatte die Leydig'schen Zellen aufgefasst als Organe von wichtiger Bedeutung für das Larvenleben, als Organe, die dem entsprechend vorher angelegt werden und während der ganzen Larvenzeit persistiren; Peremeschko dagegen hatte in ihnen nur rasch vergängliche Erscheinungen von Einwirkung äußerer Einflüsse auf die Epidermiszellen gesehen, und findet zwischen beiden Auffassungen keinen so großen Unterschied,

denn er fertigt meine Ansicht mit den Worten ab: »dass er sie weder behaupten noch verneinen könne, obgleich einige seiner Ergebnisse gegen mich zu sprechen schienen«.

Verbindungen der Epidermiszellen-Intercellularstrukturen[1]. Bei der Larve sind alle Epidermiszellen, so weit sie an einander stoßen, durch Substanzbrücken mit einander verbunden, wodurch zwischen den Zellen ein System kommunicirender Hohlräume — Intercellularspalten oder -lücken — geschaffen wird. Diese Intercellularbrücken sind strang-, bisweilen lamellenförmig, in der Mitte am schwächsten, nirgends gegen den Theil des Protoplasmas, den man als Zellmembran bezeichnet, scharf abgesetzt, und scheinen auch nichts weiter als Fortsätze der beiderseitigen wandständigen Protoplasmaschicht zu sein, die kontinuirlich in einander übergehen. Wenn man die Verbindung der Zellen durch Zerzupfen löst, so reißen die Brücken in der Mitte durch und die isolirte Zelle zeigt das bekannte Bild der »Stacheln und Riffe«. Osmium-, Chrom- und Pikrinsäure, meistens auch das doppeltchromsaure Kali erhalten, namentlich wenn man nach der in der Einleitung angegebenen Weise verfährt, diese bei der lebenden Larve sehr leicht zu studirenden Strukturen sehr naturgetreu. Bisweilen tritt auch bei diesen, namentlich aber bei frischen Präparaten nach längerer Einwirkung von destillirtem Wasser, rascher noch nach Zusatz von Säuren oder Alkalien, eine Quellung der Intercellularräume auf, wodurch die Brücken in die Länge gezogen und besonders deutlich werden. Dagegen ist mit jeder stärkeren Schrumpfung der Zellen ein Verschwinden der Intercellularräume verbunden und die Zellen, die sich dann fest an einander legen, sind durch scharfe Linien gegen einander abgegrenzt, was man am Stratum corneum larvale gegen die Häutung als natürliche Erscheinung, und bei Spirituspräparaten als Kunstprodukt sieht. Am zuverlässigsten kann man sie natürlich an der lebenden Larve untersuchen, wenn man alle Schädlichkeiten sorgsam zu vermeiden sucht; und auf solche Untersuchungen, die sich ohne große Schwierigkeiten anstellen lassen, basiren die folgenden Resultate, so weit es sich irgend erreichen ließ.

[1] Die Mittheilungen, die Flemming über diesen Gegenstand im vorigen Jahre gemacht hat (4, 343), habe ich im Folgenden rückhaltlos benutzt, was ich vorweg betone, um mir ein fortwährendes Citiren seiner Arbeit zu ersparen. Ich selbst habe diesen Gegenstand bereits in meiner früheren Arbeit (18, 16) flüchtig berührt.

Zwischen den die Zellen mit einander verbindenden Strängen bleiben Lücken übrig, die, leer gedacht, ein zusammenhängendes, die Zellen allseitig umgebendes Netz von Kanälen darstellen. Der Stoff, der dieselben während des Lebens ausfüllt, ist keine feste Substanz, wesshalb die Namen Kittsubstanz, Kittleisten etc. hier zu verwerfen sind, sondern eine Flüssigkeit, die wohl hauptsächlich dazu bestimmt ist, die Ernährung der Zellen zu vermitteln. Beim lebenden Thiere sieht man diese Räume mit einer homogenen Substanz ausgefüllt, die weniger lichtbrechend ist als die aus Protoplasma bestehenden Intercellularbrücken. Gegen die freie Oberfläche der Epidermis sind die intercellularen Hohlräume nicht abgeschlossen, wenigstens bei jüngeren Larven, sondern münden offen: und die hierdurch geschaffene Möglichkeit einer freien Kommunikation zwischen der intercellularen Flüssigkeit und dem das Thier umgebenden Medium lässt sich direkt unter dem Mikroskop beobachten. Betrachtet man eine Larve an geeigneten Stellen längere Zeit, so sieht man gelegentlich aus den Öffnungen der Intercellularräume kleine Tröpfchen einer Substanz, die stärker lichtbrechend ist als Wasser, hervorquellen; beobachtet man frischgetödtete Thiere oder abgeschnittene Stücke, so wird diese Erscheinung bisweilen so stark, dass sie für die Beobachtung der Gewebselemente äußerst störend wirkt. Dasselbe kann man durch Zusatz von Säuren, Alkalien, Salzen, kurz durch Alles erzielen, was auf das Thier reizend oder zerstörend einwirkt. Die zur Härtung benutzten Reagentien führen, wenn sie nicht zerstörend auf die Form der Zelle wirken, eine Gerinnung der intercellularen Flüssigkeit herbei. Hat man von solchen Präparaten einen genügend feinen Schnitt angefertigt, so kann man die feinkörnige Gerinnungsmasse zwischen den Intercellularbrücken durch Abspülen in Wasser entfernen; die Räume erscheinen dann vollständig leer, d. h. nur mit der Zusatzflüssigkeit erfüllt, und erlauben so ein bequemes Studium der Zellverbindungen. Bettet man dagegen einen solchen Schnitt, ohne ihn abzuwaschen, in eine sehr starke Kalilösung ein, so sieht man die wiederaufgelöste Flüssigkeit in kleinen glänzenden Tröpfchen aus den Intercellularräumen hervorquellen.

Die Intercellularräume zeigen nun an mehreren Orten Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten:

Flemming (4, 316) giebt an, dass die zwischen den Zellen des Stratum corneum larvale vorhandenen breiten Intercellularspalten sich oberhalb einer Leydig'schen Zelle verschmälern und gegen die Mitte

zu ganz eng zusammenlaufen. Für die ersten Monate kann ich diese Angaben bestätigen, später aber verwischt sich dies Bild. Sobald die Veränderungen des Zellleibes im Stratum mucosum beginnen, die der ersten Häutung voraufgehen, tritt eine Rückbildung der Intercellularbrücken auf zwischen den Zellen des Stratum corneum larvale; dieselbe schreitet dann weiter auf die zwischen dieser Zellschicht und der obersten Schicht des Stratum mucosum befindlichen, und schließlich auf diejenigen, welche die einzelnen Zellen dieser obersten Schicht des Stratum mucosum, die die erste definitive Hornschicht zu werden bestimmt ist, unter einander verbindet. Wo diese Rückbildung vollendet ist, kann man von den Brücken nichts mehr wahrnehmen; die Zellgrenzen werden durch breite helle Säume bezeichnet.

Zwischen den untersten Epidermiszellen und der Cutis sind bei jüngeren Thieren die Brücken sehr schwach ausgebildet, die sich jedoch hier verhältnismäßig stärker entwickeln als anderswo, so dass sie sich beim erwachsenen Thiere gerade durch besondere Größe auszeichnen. Wie sie sich zum Bindegewebe der Cutis verhalten, ob dieses ihnen etwa auch ähnliche Ausläufer entgegensendet, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

Ganz besondere Verhältnisse scheinen bei den Leydig'schen Zellen obzuwalten. Wie Langerhans zuerst beschrieben hat (10, 746), zeigt die Membran dieser Zellen blattrippenartige Verdickungen an der Außenseite, die im optischen Querschnitte als runde Punkte, auf der Flächenansicht als ein ziemlich regelmäßiges Netzwerk erscheinen, dessen einzelne Maschen fast die Größe von menschlichen Blutkörperchen haben. Man sieht sie am deutlichsten bei gut konservirten Präparaten, sowohl auf Flächenansichten wie bei feinen Querschnitten; beim lebenden Thier nur an besonders günstigen Stellen.

Leydig (14, 144) glaubt, dass diese Zeichnung auf einer durch die Reagentien hervorgerufenen Knitterung der Oberfläche beruhe, lässt aber die Annahme zu, dass ihr thatsächliche Verschiedenheiten zu Grunde liegen könnten; Flemming (4, 317) lässt sie durch Verklebung der geronnenen Intercellularflüssigkeit mit abgerissenen Brücken entstehen. Ich habe bereits früher angegeben, dass ich die Langerhans'sche Schilderung als vollkommen richtig erklären muss (18, 10 Anmerk.). Dafür, dass sie wirkliche Verdickungen der Zellwand sind, spricht der optische Querschnitt; auch nimmt man nie ähnliche Erscheinungen an den übrigen Zellen wahr. Während Langerhans seine Beschreibung auf die Beobachtung in Osmium-

säure isolirter Zellen gründet, habe ich sie bei Zellen gesehen, die nicht aus ihrem Zusammenhang gelöst waren; was mir aber vollends entscheidend zu sein scheint, ist der Umstand, dass es mir wiederholt gelungen ist, diese Struktur beim lebenden unverletzten Thier aufzufinden. Die Intercellularbrücken gehen nun aus diesen Verdickungen hervor und es entsteht so um diese Zellen herum eine besondere Art großer, weitmaschiger Intercellularräume.

In dem Epithel der Kiemenblätter kommuniciren die Intercellularräume frei mit der Oberfläche, so lange die Kiemen funktioniren; im Epithel der Cornea während des ganzen Lebens, nicht nur vor der Metamorphose, sondern auch beim erwachsenen Thiere.

Wir haben somit zwischen sämmtlichen Zellen der Epidermis ein dieselben umspinnendes System kommunicirender Hohlräume, welches mit einer gerinnbaren Flüssigkeit erfüllt ist, bisweilen auch noch andere Gebilde enthält. Mit dem umgebenden Medium kommunicirt es direkt, bis das Stratum corneum larvale die der Häutung voraufgehenden Veränderungen erleidet; alsdann bildet dieses, und nach der ersten Häutung das definitive Stratum corneum nach außen hin einen Abschluss.

Aber auch nach dem Corium zu kann man Verbindungen verfolgen. Beim erwachsenen Thiere wenigstens, wo an der Cutisfläche der unteren Epidermiszellen die Brücken sehr stark entwickelt sind, stehen die von diesen gebildeten Hohlräume mit ähnlichen Hohlräumen in der Cutis in Verbindung. In der oberen parallelfaserigen und pigmentlosen Grenzschicht der Cutis verlaufen in horizontaler Richtung Kanäle, die sich mehr oder minder rechtwinklig umbiegen und bis in die großen basalen Intercellularlücken zu verfolgen sind; andere kommen mehr direkt aus der Tiefe. Dass dies keine Kunstprodukte sind und dass sie wirklich eine derartige Verbindung herstellen, wäre allerdings dann erst als bewiesen anzusehen, wenn es gelänge, sie selbst und die Intercellularräume von der Cutis aus mit farbigen Massen zu injiciren: was mir leider noch nicht geglückt ist. Ich kann statt dessen nur anführen, dass sie bei den verschiedensten Untersuchungsmethoden, die sich bei anderen Gegenständen bewährt hatten, stets dasselbe Verhalten und dasselbe Kaliber zeigten: und diese Regelmäßigkeit scheint mir dafür zu sprechen, dass sie keine zufällig auftretenden Erscheinungen darstellen. Man sieht sie u. a. sehr gut an feinen Durchschnitten von Chromsäurepräparaten, die mit Hämatoxylin so stark überfärbt sind, dass alle festen Gewebsbestandtheile ein tiefes Blau zeigen.

Will man die Richtigkeit dieser Beobachtungen, die allerdings, wie gesagt, erst noch durch weitere Untersuchungen bestätigt werden muss, zugeben, so sind die Epidermiszellen von Kanälen umgeben, die die feinsten Verzweigungen von Lymphbahnen darstellen.

Die Angelegenheit der Intercellularbahnen gewinnt hierdurch an allgemeinem Interesse, zumal da sie bei fast allen Epithelien vorzukommen scheinen. Besonders entwickelt sind sie in der Epidermis, wo ich sie bis jetzt bei keinem Wirbelthier vermisst habe. Ich hoffe nächstens Ausführlicheres über diesen Gegenstand mittheilen zu können; Einiges habe ich bereits früher angegeben (18, 16). Vgl. außerdem die Angaben bei Flemming (3, 343). Die betr. Strukturen sind beim Salamander so groß, dass an der Existenz der Intercellularbrücken und -lücken jedenfalls nicht gezweifelt werden kann; wer sie am lebenden Thier oder an feinen Schnitten gut konservirter Präparate gesehen hat, wird die Theorie von dem zahnradartigen Ineinandergreifen der »Stachel- und Riffzellen« für dieses Gewebe wenigstens als widerlegt ansehen. Vgl. die Abbildungen Fig. 24 bis 30.

Wanderzellen. Hin und wieder trifft man dieselben in der Epidermis, meistens in den verzerrtesten Formen, die Zelle selbst so schwer unterscheidbar, dass man erst durch die besondere Kleinheit ihres Kernes auf sie aufmerksam wird. Die Zelle erstreckt sich mit vielfach verästelten Ausläufern zwischen die Epidermiszellen, also in den Intercellularräumen[1]. Auch dieses scheint dafür zu sprechen, dass letztere mit den Lymphgefäßen in Verbindung stehen.

Pigment. Das Pigment kommt in der Epidermis theils diffus, theils in besonderen Zellen — Pigmentzellen, Chromatophoren — vor. Die charakteristische Zeichnung des Salamanders wird nicht durch die mächtige Pigmentschicht der Cutis, sondern durch die Pigmentirung der Epidermiszellen bewirkt. Im Allgemeinen zeigt letztere keine besonderen Unterschiede bei Larven und Erwachsenen, abgesehen von der schwächeren und stärkeren Entwicklung. Die beim erwachsenen Thiere pigmentarmen Stellen, z. B. die untere

[1] Peremeschko (17, 185) hat sie in der Epidermis der Tritonlarve während des Lebens beobachtet und beschreibt, wie sie durch die Intercellularräume weiter wandern, in höchst charakteristischer und meine Auffassung bestätigender Weise.

Fläche, namentlich am Kopf, sind bei der Larve meistens ganz pigmentfrei.

Um eine möglichst schwache Pigmentirung der Larven zu haben, was für die Untersuchung am Lebenden wünschenswerth ist, empfiehlt es sich, die Larven gleich nach der Geburt in ein flaches weißes Gefäß, z. B. Porcellanteller, zu setzen und im Dunklen aufzubewahren: ich habe dieses mir von Herrn Dr. Boas gütigst mitgetheilte Verfahren recht praktisch gefunden.

Dass die von Langerhans sogenannten Schaltzellen besonders pigmentarm wären, kann ich nicht bestätigen: ich würde sogar eher das Gegentheil behaupten, wenn ich einen Unterschied konstatiren sollte. In dem Stratum corneum larvale liegen die Pigmentkörnchen meistens in einer Schicht unmittelbar unter dem Cuticularsaum, in denen des Stratum mucosum stets mehr in der oberen Hälfte der Zelle, bei der Larve wie beim erwachsenen Thiere. Die Leydig-schen Zellen sind stets pigmentlos, so lange sie als solche existiren. In allen Zellkernen und in den Intercellularräumen habe ich nie Pigmentkörnchen gefunden.

Die Pigmentzellen enthalten einen meistens deutlich wahrnehmbaren, wie es scheint, pigmentlosen, rundlichen Kern, der kleiner ist als der der Epidermiszellen. Dass sie wirkliche Chromatophoren sind, hat schon Leydig (12, 23) festgestellt, indem er ihre Kontraktilität bei der lebenden Larve beobachtete. Damit übereinstimmend trifft man sie bei gehärteten Präparaten bald rund bald mit reichen stark verästelten Fortsätzen. Letztere verlaufen in den Intercellularräumen, ein weiterer Grund, diese für präformirte Hohlräume zu halten, die mit einer leicht zu verdrängenden Substanz — Flüssigkeit — erfüllt sind. Man sieht die Pigmentzellen, wie zu erwarten, an pigmentreichen Stellen häufiger als an pigmentarmen.

Die Herkunft der Pigmentzellen ist mir völlig dunkel geblieben. Ob sie aus Epidermiszellen entstehen, oder ob sie in die Bindegewebsreihe gehören und gleich den Lymphkörperchen von der Cutis aus in die Epidermis eingewandert sind: dies zu entscheiden fehlt es mir an jeglichem Anhalt. Andeutungen von Kerntheilungsfiguren habe ich ebenfalls nie bei ihnen wahrgenommen.

Nerven und Sinnesapparate. Auf die Schwierigkeiten bei der Anwendung der Vergoldungsmethode auf dieses Gewebe werde ich gelegentlich der Beschreibung der Epidermis des erwachsenen Thieres näher eingehen. Sie haben es mir bis jetzt unmöglich gemacht die Nerven in der Larvenepidermis zu untersuchen. Dass

die Intercellularräume vielleicht auch Bahnen für den Verlauf der Nerven abgeben, scheint sich aus den Beobachtungen von Flemming (4, 344) zu ergeben, der sie wenigstens in den basalen Räumen mehrfach antraf.

In Bezug auf die Organe der Seitenlinie verweise ich auf die bekannten Arbeiten von F. E. Schulze, Leydig, Langerhans u. A.; ich selbst habe mich nicht eingehender mit diesem Gegenstand beschäftigt. Ich bin entschieden der Ansicht, dass ihre Elemente modificirte Epidermiszellen darstellen, obgleich ich ihre Entstehung nicht habe untersuchen können, da sie bei der Geburt schon vollständig ausgebildet sind. Dass sie sich nach vollendeter Metamorphose in Drüsen umwandeln, wie Leydig annehmen möchte, scheint mir nicht glaubwürdig. Was ich über ihre Umwandlung beobachtet habe, ist Folgendes: Zur Zeit, wo die Zellen des Stratum corneum larvale sich abzuplatten beginnen und die Intercellularräume verschwinden, also noch mehrere Wochen vor der Häutung, werden gleichzeitig die Seitenorgane allmählich von der freien Oberfläche dadurch abgeschlossen, dass die Zellen des Stratum corneum über sie zusammenrücken; im vierten Monat schon sind die oben angegebenen Unterbrechungen der Hornschicht an diesen Stellen verschwunden, und man sieht bei Flächenansichten die Hornschicht sich gleichmäßig über sie hinwegziehen. An Durchschnitten sieht man gleichzeitig, wie sich die Eigenthümlichkeiten ihrer epidermoidalen Bestandtheile in Form und Anordnung mehr und mehr verwischen; nach der Häutung sieht man auf Querschnitten nur noch selten Andeutungen von ihnen und nach vollendeter Metamorphose gar nicht mehr. Ich möchte nach Diesem behaupten, dass die epidermoidalen Bestandtheile dieser Organe sich wieder in gewöhnliche Epidermiszellen umwandeln und die andern sich gänzlich rückbilden; gebe indessen gern zu, dass meine Beobachtungen hier lückenhaft sind.

Fassen wir das bisher Angeführte kurz zusammen, so ergiebt sich ungefähr Folgendes:

Die Epidermis der Salamanderlarve besteht zur Zeit der Geburt aus zwei deutlich getrennten Zellschichten.

Die obere Zellschicht ist charakterisirt durch einen gestreiften Cuticularsaum, der eine aus einem früheren Wimperbesatz hervorgegangene Hornbildung darstellt. Sie vermehrt sich durch Theilung ihrer Zellen auf dem Wege der indirekten Zelltheilung; diese Ver-

mehrung geht aber nur in der Flächenausdehnung vor sich, wesshalb sie stets nur aus einer Lage Zellen besteht. Gegen die Zeit der Metamorphose ergreift der Verhornungsprocess allmählich die ganze Zelle und kurz vor Vollendung der Metamorphose wird diese Schicht in Form einer Häutung abgestoßen.

Die untere Zellschicht bildet durch weitere Theilungen mehrere Lagen von Zellen: aus ihnen haben sich, größtentheils schon vor der Geburt, besondere nervöse Apparate, die Organe der Seitenlinie, und sekretorische, die LEYDIG'schen Zellen, differenzirt, welche Apparate sich aber gegen Ende des Larvenlebens wieder vollständig zurückbilden. Zu gleicher Zeit sondern sich die obersten Zellen als besondere Schicht ab, aus der durch Verhornung das erste wirkliche Stratum corneum gebildet wird.

Die Verbindung der Zellen unter einander, so weit sie nicht verhornt sind, wird durch feine Ausläufer der Zellmembran, d. h. der wandständigen Protoplasmaschicht, gebildet, welche aber nicht in einander verzahnt sind, sondern ununterbrochen in einander übergehen. Die Lücken zwischen diesen Verbindungen bilden ein zusammenhängendes System von Hohlräumen, welche die Zellen umspinnen, nach außen zu zeitweise frei auf der Oberfläche münden, nach innen zu sich in die Cutis fortsetzen und wahrscheinlich einen Abschnitt des Lymphgefäßsystems vorstellen.

B. Die Epidermis des erwachsenen Salamanders.

Die Epidermis des erwachsenen Thieres ist gegen Reagentien noch bedeutend empfindlicher als die der Larve[1]; Quellungen und Schrum-

---

[1] Nach den Beobachtungen, die ich bei der Anwendung der Goldmethoden gemacht habe (s. unter »Nerven«), erkläre ich mir diese große Empfindlichkeit folgendermaßen: Die Zellen des Stratum mucosum beim Erwachsenen haben, wie die ganze Larvenepidermis, ein sehr weiches wasserreiches, und daher gegen physikalische und chemische Eingriffe sehr wenig widerstandsfähiges Protoplasma. Bei der Larve nun, wo die Intercellularräume nach der Cutis sowohl wie nach der Epidermis zu offen sind, kann die härtende Flüssigkeit rasch zu und in die einzelnen Zellen dringen, und so überall gleichzeitig und gleichmäßig wirken. Bei der Epidermis des Erwachsenen wird ein rasches Durchströmen der Härtungsflüssigkeit dadurch verhindert, dass die Intercellularräume nach außen zu durch die Hornschicht einen Abschluss erhalten haben. Die Flüssigkeit dringt in Folge dessen hauptsächlich von der Cutis aus vor, während die Hornschicht sie nur langsam durchdringen lässt. Durch diese Behin-

pfungen. Vacuolenbildung in Zellleib und Kern treten auch bei den besten Härtungsmethoden sehr leicht auf. Selbst bei gut gehärteten Chromsäurepräparaten werden, wenn der Schnitt nicht dünn genug ist, durch Saffranin gelegentlich Veränderungen hervorgerufen, die für präformirte Bildungen, z. B. für eine Art Tastkörperchen angesehen werden könnten. Fleißiges Vergleichen lehrt auch hier Wahres vom Falschen, präformirte Gebilde von Kunstprodukten unterscheiden. So weit hierin meine Erfahrungen reichen, gilt dasselbe von der Epidermis aller Amphibien; ich halte es daher nicht für überflüssig, hier nochmals darauf hinzuweisen, wie sehr man bei Vernachlässigung der durch die Untersuchungsmethoden geschaffenen Fehlerquellen Gefahr läuft, kostbare Zeit unnütz zu verschwenden.

Ich habe schon in der Einleitung gelegentlich erwähnt, wie ungeeignete Methoden eine falsche Vorstellung von dem Bau der Epidermis in uns zu erwecken vermögen, und auf welchem Wege ich die thatsächlichen Verhältnisse sicher zu stellen versucht habe. Wie ich dort schon angeführt habe, besteht die Epidermis des erwachsenen Salamanders aus einem einschichtigen Stratum corneum und einem mehrschichtigen Stratum mucosum; im letzteren finden wir eine besondere Zellart, die sogenannten flaschenförmigen Zellen, ferner Pigment, theils diffus, theils in besonderen Chromatophoren, nervöse Elemente, und gelegentlich Wanderzellen. Außerdem werden wir die Verbindung der Zellen unter einander, so wie die an den Mündungen der Hautdrüsen und auf der Cornea vorkommenden lokalen Abweichungen von dem gewöhnlichen Bau und Anordnung der Epidermiszellen zu betrachten haben.

Stratum corneum. Bei Anwendung der bisher üblichsten Untersuchungsmethoden sieht man die Begrenzung der Epidermis

---

derung der Osmose treten Koncentrationsunterschiede des in die Epidermis eingedrungenen Härtungsmittels auf, die bei der geringen Widerstandsfähigkeit der Schleimschichtzellen leicht einen solchen Grad erreichen, dass sie die oben erwähnten Veränderungen herbeiführen.

Ähnliche Erscheinungen kann man auch bei der Färbung beobachten, namentlich bei solchen Farbstoffen, die eine rasch vor sich gehende Einwirkung verlangen. Wendet man Saffranin in stark verdünnter Lösung an, wobei man allerdings keine gesättigten Färbungen erzielt, so bleiben die oben erwähnten Veränderungen aus; bei Anwendung der unverdünnten Lösung bekommt man gute Färbungen nur, wenn der Schnitt sehr fein ist, während man, wie in der Einleitung erwähnt, die Larvenepidermis sich in ganzen Fetzen gut färbt. Es ist klar, dass auch dieses für die obige Annahme zu sprechen scheint.

nach außen von einer homogenen, überall gleich dicken, stark lichtbrechenden, bei Tinktionen meistens ungefärbt bleibenden oder sich gleichmäßig färbenden Membran gebildet, an der man keine Zusammensetzung aus einzelnen Formelementen mehr wahrnehmen kann. Sie ist darnach als strukturlose Cuticula beschrieben worden und hat hervorragenden Forschern Veranlassung zu sorgfältigen und zeitraubenden Untersuchungen gegeben, die zu mannigfachen Kontroversen über ihre Entstehung und Bedeutung geführt haben. Gelegentlich gesehene Andeutungen von Kernen hatten auch einigen die Strukturlosigkeit dieser Membran zweifelhaft erscheinen lassen, ohne dass man zur vollen Klarheit über diesen Punkt gelangt wäre.

Wenn nun schon aus dem, was ich über die Entwicklungsgeschichte des Stratum corneum mitgetheilt habe, hervorgeht, dass dasselbe keine Cuticula, keine strukturlose Membran sein kann, sondern aus einer einfachen Lage von Epidermiszellen hervorgegangen ist, so erübrigt noch, dies auch noch an dem ausgebildeten Zustand nachzuweisen.

Fertigt man von einem gut konservirten Präparat einen feinen Schnitt an, so gelingt es unschwer, in der scheinbar strukturlosen Membran in regelmäßigen Abständen scharf begrenzte Kerne zu unterscheiden: erforderlich ist nur, dass der Schnitt genau senkrecht geführt und äußerst dünn sei, ebenfalls bedarf es wegen des geringen Brechungsunterschiedes guter Beleuchtung und guter Linsen. Durch die gewöhnlichen Mittel, Zusatz von Säuren oder kaustischen Alkalien, gelingt es nicht, den Kern schärfer hervortreten zu lassen, wohl aber lässt er sich sehr gut färben: letzteres am besten mit Pikrinsäure — Pikrokarmin oder Pikrinsäure-Hämatoxylin, minder gut, aber auch noch sehr deutlich, durch Chromsäure-Hämatoxylin. Chromsäure-Saffranin lässt hier merkwürdigerweise meistens den Kern und die Zellgrenzen ungefärbt, während es den Zellleib intensiv roth färbt[1]. Unter besonders günstigen Umständen, wenn nämlich das Stratum corneum an einem Theil des Schnittes sich abgelöst und umgeschlagen hat, kann man die Kerne sowohl von der Fläche wie von der Seite betrachten. Man überzeugt sich dann, dass man wirklich die Cuticula vor sich hat und sieht, wie die Flächenansicht nicht nur

[1] Es scheint mir dies darauf hinzudeuten, dass der Verhornungsprocess sich nicht in gleicher Intensität auf den Kern erstreckt. Alle ausgeprägten Hornbildungen, wie Haare und Nägel, zeichnen sich dadurch aus, dass sie sich in Saffranin intensiv roth färben und diese Färbung sich durch Alkohol fast gar nicht wieder ausziehen lässt.

die den auf dem Durchschnitt gesehenen Kernen entsprechenden Bilder giebt, sondern auch die Zellgrenzen deutlich zu erkennen erlaubt, die man wegen des geringen Brechungsunterschiedes auf dem Querschnitt nicht wahrnehmen kann.

Das Stratum corneum besteht aus einer einzigen Lage verhornter[1] fest mit einander verbundener flacher polygonaler Zellen mit einem in der Mitte liegenden ovalen, stark abgeplatteten Kern. An pigmentirten Hautstellen enthalten die Zellen der Hornschicht ebenfalls Pigment, das hauptsächlich um den Kern herum angehäuft ist; der Kern selbst und die Zellgrenzen bleiben stets pigmentfrei. Letztere sind durchsichtiger und stärker lichtbrechend als der Zellleib: sie verlaufen gerade oder etwas geschlängelt, und entbehren der Intercellularbrücken, also auch bei Isolirung der »Stachel und Riffe«. Auf dem Querschnitt erscheint der Kern als spindelförmiger glänzender Körper und liegt nicht an der unteren Wand, sondern genau in der Mitte, was ich schon früher als unterscheidendes Merkmal hervorgehoben habe (Fig. 17).

Das Stratum corneum zieht als geschlossene Membran über die ganze Oberfläche des Körpers hin und zeigt ausgenommen an den Drüsenmündungen, nirgends Unterbrechungen. Ich habe mich namentlich bemüht, Lücken aufzufinden, die den flaschenförmigen Zellen eine Kommunikation mit der Oberfläche gestatten könnten, muss aber betonen, dass ich mich vom Gegentheil überzeugt habe. Man trifft beim Durchmustern von Flächenansichten häufig runde helle Punkte, die wie Lücken aussehen und der Größe nach genau dem oberen Ende des Flaschenhalses entsprechen; es gelang mir aber stets, bei guter Beleuchtung mit Tauchlinsen festzustellen, dass die Hornschicht an diesen Stellen nicht durchbrochen war (über die Bedeutung dieser hellen Flecke s. unter »Flaschenzellen«). Man muss sich jedoch hüten, wenn man Flächenpräparate durch Maceration hergestellt hat, nicht etwa, wie gegen die Zeit einer Häutung leicht passiren kann, die oberste Lage der Schleimschicht statt der Hornschicht zu untersuchen; man findet dort wirkliche runde Löcher, die durch das Herausfallen der Flaschenzellen entstanden sind, erkennt aber an der Länge des so entstandenen Kanals, dessen Wände man zum Theil übersieht, dass man eine dickere Zellschicht vor sich hat,

[1] Dass die Zellen des Stratum corneum wirkliche Verhornungen darstellen, habe ich wie beim Cuticularsaum des Stratum corneum larvale durch die sogenannte Verdauungsmethode feststellen können (vgl. oben).

abgesehen davon, dass die einzelnen Zellen körniges Protoplasma und Intercellularbrücken aufweisen.

An den Drüsenmündungen zeigt die Epidermis folgende Eigenthümlichkeiten: Die Hornschicht stülpt sich in unverminderter Dicke trichterförmig ein und endigt im Niveau der Cutisoberfläche mit scharf abgeschnittenem Rande (wie früher das Stratum corneum larvale, s. oben). Zwischen dieser Einstülpung und den umgebenden Schleimschichtzellen schiebt sich ein kegelförmiger Mantel geradliniger Fasern ein, deren Natur, ob Bindegewebe, ob glatte Muskeln, ich nicht feststellen konnte; dieselben lösen sich ab aus dem Bindegewebe, welches die Drüse umgiebt und steigen bis dicht unter das Niveau der Hautoberfläche empor. Die Zellen des Stratum mucosum, die den Drüsenhals umgeben, sieht man meistens in der Form eines mit breiter Basis der Cutis aufsitzenden Kegels sich von den übrigen Zellen abheben; es scheint dies ein regelmäßiges Vorkommen zu sein, wie weit aber ein besonderes Gewicht auf diese Anordnung zu legen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Fig. 16 zeigt uns an einem glücklich geführten Durchschnitt durch eine Seite des Drüsenhalses diese Verhältnisse sehr deutlich: *a* Hornschicht mit a_1 der Einstülpung, b_1 der Zellmantel und zwischen beiden der aus der Cutis *c* aufsteigende Fasermantel c_1.

Häutung. Ich habe in der ersten Hälfte dieser Arbeit geschildert, wie sich bei der Larve die definitive Hornschicht bildet. Wie hierbei die Schicht der cuticularsaumtragenden Zellen, die kurze Zeit eine wirkliche Hornschicht gebildet hatte, einer aus den obersten Schleimschichtzellen sich differenzirenden Hornschicht Platz macht, indem sie selbst in der Form einer Häutung abgestoßen wird, so findet auch späterhin eine periodische Erneuerung dieser definitiven Hornschicht statt, die fast genau in derselben Weise vor sich geht.

Die ersten Andeutungen der bei der Häutung stattfindenden Vorgänge besteht darin, dass sich die obersten Zellen des Stratum mucosum zu einer besonderen Schicht anordnen, die nach unten zu sich allmählich schärfer abgrenzt. Beim erwachsenen Thiere bilden ein weiteres Kennzeichen gewisse Veränderungen der flaschenförmigen Zellen, die bei diesen näher besprochen werden sollen. Diese Ersatzschicht nun erleidet allmählich die Veränderungen, die wir in ähnlicher Weise am Stratum corneum larvale kennen gelernt haben: Zelle und Kern platten sich ab, werden homogen, die Intercellularbrücken verschwinden. Wenn die alte Hornschicht abgeworfen wird.

hat die neue schon fast ganz ihre definitiven Eigenschaften erlangt; nur bleibt noch eine Zeit lang der Kern deutlicher sichtbar und leichter tingirbar, ebenfalls sind die Zellgrenzen selbst an Durchschnitten noch mit Leichtigkeit wahrzunehmen. Besondere Differenzirungen des oberflächlichen Theils der Zelle sind zu keiner Zeit bei der neuen Hornschicht angedeutet, so dass also Bildungen, die dem Cuticularsaum des Stratum corneum larvale entsprechen könnten, späterhin nie wieder auftreten.

Die alte Hornhaut wird bei der Häutung in großen Fetzen abgestoßen. Sie zeigt deutliche Zellgrenzen und Kerne und außer den trichterförmigen Einstülpungen der Drüsenmündungen keinerlei Unterbrechungen oder Öffnungen: ist sie übermäßig ausgedehnt, so sieht man Risse, die meistens genau in den Zellgrenzen verlaufen. Im Allgemeinen wird bei der Häutung nur die Hornschicht abgestoßen; bisweilen aber trifft man an den Hautfetzen Stellen, die aus zwei Zelllagen bestehen, in welchem Falle man bei genauerer Prüfung erkennt, dass es sich um Schleimschichtzellen handelt, die, aber stets nur in geringer Ausdehnung, sich bei der Häutung mit der Hornschicht zusammen abgelöst hatten und an dieser haften blieben.

Der Theil der Epidermis, der das Epithel der Cornea bildet, nimmt an der Häutung nicht Theil.

Die Häutung findet regelmäßig im August bis September statt, doch ist nicht ausgeschlossen, dass sie öfterer im Jahre sich wiederholt: ich habe nur bemerkt, dass man mit Sicherheit darauf rechnen konnte, bei den um diese Zeit eingelegten Thieren die Anzeichen der Häutung zu finden, eben so wie bei den im Oktober eingelegten die Merkmale einer kürzlich beendigten Häutung.

Stratum mucosum. Das Stratum mucosum besteht mit Ausnahme der Flaschenzellen und der Chromatophoren aus annähernd cubischen Zellen; bei den unteren überwiegt meistens der senkrechte, bei den oberen der wagerechte Durchmesser, ohne dass man hierin große und durchgreifende Unterschiede konstatiren könnte. Überhaupt haben sie keine typische Form, wie die Flaschenzellen, sondern eine mehr indifferente, durch gegenseitige Accommodirung bedingte. Eben so wenig lässt das Stratum mucosum eine weitere Trennung in besondere Schichten zu. Die obersten Zellen bilden erst dann eine ausgesprochene Schicht, wenn sie sich zur Verhornung anschicken: die untersten Zellen, die sich durch die langen Intercellularfortsätze an der Basis auszeichnen, kann man nie als besondere Schicht abgrenzen. Von den Unterabtheilungen, die man bei der

Schleimschicht der menschlichen Epidermis aufgestellt hat, ist hier wenigstens keine Spur vorhanden; wie weit ihre Aufstellung dort berechtigt ist, werde ich nächstens erörtern.

Die Zellen des Stratum mucosum zeigen nirgends durchgreifende Verschiedenheiten. Das Zellprotoplasma ist körnig, trübe, stets vollständig strukturlos: die Begrenzung nach außen wird, wie bei der Larve, nicht durch eine wirkliche doppeltcontourirte Membran, sondern durch eine wandständige Protoplasmaschicht, eine peripherwärts sich verdichtende Modifikation des Zellprotoplasmas ohne irgend welche Abgrenzung nach dem Centrum zu, gebildet. Eben so verhalten sich die Fortsätze dieser Protoplasmaschicht, die Intercellularbrücken, genau so wie bei der Larve. — Der Kern ist meistens oval, zeigt häufig seichtere oder tiefere Einbuchtungen, liegt stets in der Mitte der Zelle und stimmt mit ihr nach Form und Ausdehnung der verschiedenen Durchmesser überein.

Das Stratum mucosum besteht nur aus ausgebildeten, deutlich gegen einander abgegrenzten Zellen: nirgends finden sich Kerne in diffusem, noch nicht zu Zellen abgetheiltem Protoplasma eingebettet, wie dies namentlich aus der Epidermis höherer Wirbelthiere angegeben wird. Dass diese Angabe, die sich seit der SCHWANN'schen Aufstellung der freien Zellbildung durch die meisten Lehrbücher schleppt und der man heute noch immer wieder in den verschiedensten Arbeiten begegnet, bei allen Wirbelthieren durchaus unberechtigt und ein Resultat unvollkommener Untersuchungsmethoden ist, werde ich demnächst nachzuweisen suchen.

Die Vermehrung der Zellen geschieht auf dem Wege der indirekten Zelltheilung. Ich habe Fig. 21—30 einige Abbildungen der wichtigsten Kernfiguren gegeben, als Beispiele (denn alle Zwischenformen zu geben vom ruhenden Zustand des Kerns bis zur Vollendung der Theilung würde über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen; übrigens habe ich alle von FLEMMING (l. c.) beschriebenen Formen auch beim erwachsenen Thiere wiedergefunden): die Abbildungen sind demgemäß nicht im mindesten schematisirt, sondern jede einzelne Contour dem durch die Camera gegebenen Bilde nachgezogen. Bemerkenswerth ist, dass man Kernfiguren nie in den an die Hornschicht angrenzenden Zellen, sondern nur in den untersten, der Cutis aufsitzenden, und den nächst untersten findet.

Bei wohlgenährten Exemplaren findet man, namentlich um die Zeit der Häutung, so überaus häufig Kerntheilungsfiguren der verschiedensten Stadien, dass man die Annahme, es fände außerdem

noch eine Vermehrung resp. Neubildung von Epidermiszellen nach irgend einem anderen Schema statt, vollständig unnöthig finden muss.

Flaschenzellen. Die flaschenförmigen Zellen, oder wie ich sie der Kürze halber zu nennen vorziehe, die Flaschenzellen, unterscheiden sich von den gewöhnlichen Zellen der Schleimschicht dadurch, dass sie im Gegensatz zu ihnen eine typische Form haben: außerdem zeigt das Protoplasma eine zwar geringe aber konstante Verschiedenheit. Ihre Form ist die charakteristische, der sie ihren Namen verdanken: das untere Ende, welches den Kern einschließt, ist bauchig und verlängert sich nach oben in einen schmalen, längeren oder kürzeren Hals. Geringere Abweichungen der Form kommen vor, größere dagegen sind ziemlich selten. Fig. 18 *a—i* giebt eine Übersicht über die verschiedenen Formen, die ich beobachtet habe. Der Kern ist meistens oval und mit dem größten Durchmesser senkrecht gestellt, selten wagerecht, und füllt den Bauch der Zelle fast vollständig aus. Er besitzt stets pralle Formen, ist nicht eingebuchtet oder eingekerbt, wie so häufig die Kerne der Schleimschicht, und zeigt auch nie Kerntheilungsfiguren. Der Bauch der Zelle ist stets gleichmäßig abgerundet und scharf abgegrenzt: gröbere Ausläufer oder Fortsätze nach unten hin habe ich nie wahrgenommen, ausgenommen solche, die sich bei näherer Prüfung als auf optischer Täuschung beruhend erwiesen, veranlasst meistens durch schlechte Konservation. Die Verbindung mit den umgebenden Zellen vermitteln Intercellularbrücken, die sich durch besondere Kürze auszeichnen, sonst aber keineswegs Besonderheiten in der Anordnung besitzen, wie wir sie bei den Leydig'schen Zellen gesehen haben. Das obere Ende des Flaschenhalses grenzt stets an die Hornschicht; wo die Zelle etwas schief liegt sieht man die Ansatzstelle als einen hellen Kreis (Fig. 18 *d. e*). Sie sind mit der Hornschicht besonders fest verbunden: wenn diese sich von der Schleimschicht gelöst hat, sieht man oft die Flaschenzellen aus der Schleimschicht herausgezogen und mit der Hornschicht in Verbindung geblieben. Man könnte nun daraus entnehmen wollen, dass der Hals in die Hornschicht eingefügt wäre, dieselbe also durchsetzte und an der Oberfläche frei ausmünde. Leider ist aber diese Annahme, die die Deutung dieser Gebilde sehr erleichtern würde, durchaus ungerechtfertigt und zieht sich die Hornschicht in unverminderter Dicke über sie hinweg. An schwach pigmentirten Hautstellen erscheinen sehr oft die Ansatzstellen der Flaschenzellen an

der Hornhaut so durchsichtig, dass man sie für ein rundes Loch halten möchte; bei guter Beleuchtung konstatirt man jedoch mit Tauchlinsen leicht, dass die Hornschicht dort keine Unterbrechung erlitten hat. Die Ansatzstellen befinden sich meistens dort, wo zwei oder drei Zellen zusammenstoßen: in solchen Fällen ist es besonders leicht durch genauere Prüfung das Vorhandensein einer Lücke auszuschließen, indem die Zellgrenzen sich durch die hellen Flecke hindurch verfolgen lassen. Auch in diesen Zellgrenzen, die, wie oben erwähnt, keine Intercellularlücken einschließen, sondern eine solide Leiste darstellen, habe ich eben so wenig auf Flächenansichten wie an vielen Hunderten, guter, genau senkrecht geführter Durchschnitte eine wenn auch noch so feine Unterbrechung wahrgenommen. Ich muss desshalb den Flaschenzellen jeglichen direkten Verkehr mit der Körperoberfläche direkt absprechen.

Das Protoplasma der Flaschenzellen erscheint an frischen wie an gehärteten und gefärbten Präparaten konstant etwas heller und feinkörniger wie das der umgebenden Zellen. Relativ häufig sieht man ungefähr in der Mitte des Halses ein kugelrundes Körperchen, das dadurch auffällt, dass es homogen und farblos, so wie stets von derselben Größe ist. Ich möchte dasselbe jedoch nicht für ein typisches Gebilde halten, da ich es bei der Mehrzahl vermisste; es ist wohl eine mehr zufällige Bildung oder ein Kunstprodukt. — An pigmentirten Hautstellen findet man Pigmentkörnchen mehr oder minder reichlich auch in den Flaschenzellen, aber nur im Halse, wo sie bei starker Pigmentirung einen dichten Klumpen bilden, der von Kern, Zellwand und Ansatzstelle durch eine pigmentfreie Zone getrennt bleibt.

Was die Verbreitung der Flaschenzellen in der Epidermis anlangt, so habe ich ein großes Thier in der Weise untersucht, dass ich von jedem Quadratcentimeter Haut Schnitte anfertigte, außerdem noch von allen solchen Stellen, die von vorn herein Verschiedenheiten vermuthen ließen; ich glaube mich daher für die Richtigkeit der Behauptung verbürgen zu können, dass überall, so weit wirkliche Epidermis, d. h. aus Hornschicht und Schleimschicht zusammengesetztes Epithel, bei diesem Thiere vorkommt, man Flaschenzellen ohne jegliche typische Abweichung in Menge und Form findet. Im Mundepithel dagegen fehlen sie gänzlich; sie hören da auf, wo die Epidermis an den Umschlagstellen ihren typischen Bau verliert.

Die Flaschenzellen vermehren sich nicht direkt durch Theilung, sondern werden jedes Mal durch Umbildung aus einer gewöhnlichen

Schleimschichtzelle, sowohl bei ihrem ersten Auftreten wie im späteren Leben neu gebildet. Dieser Vorgang steht in unverkennbarer Abhängigkeit zum Häutungsprocess, sowohl bei der Larve als auch beim Erwachsenen. Bei der Larve trifft man vom Ende des dritten Monats an Andeutungen von ihnen; aber erst nach der Häutung sind sie in bedeutenderer Anzahl, jedoch anscheinend in geringerer als beim Erwachsenen, vorhanden. Sie zeigen dort voll ausgebildete Formen, wie Fig. 20 *a—c* wiedergiebt, selten die unter *d* und *e* abgebildeten. Beim Erwachsenen ist der Vorgang etwas komplicirter. So wie die obersten Zellen des Stratum mucusum sich zu einer Ersatzschicht formiren, erscheinen sie unansehnlich und verkümmert, kleiner als während der Zwischenzeit und namentlich schmäler. (Fig. 19. Die betreffenden Abbildungen sind alle mit derselben Vergrößerung gezeichnet, es giebt daher die Vergleichung von 18 und 19 ein richtiges Bild dieses Verhältnisses.) Im weiteren Verlaufe des Häutungsprocesses gehen sie allmählich zu Grunde; wahrscheinlich werden sie zugleich mit der alten Hornschicht abgestoßen. Wenn letzteres stattfindet, haben sich die Zellen der Ersatzschicht schon vollständig zusammengeschlossen und an der unteren Seite dieser neuen Hornschicht erscheinen jetzt die neugebildeten Flaschenzellen, die besonders pralle und volle Formen aufweisen (Fig. 18 *e—h*).

Diese Abhängigkeit vom Häutungsprocess giebt uns zusammengehalten mit dem Umstande, dass man sie nie anders als im festen Zusammenhang mit der Hornschicht findet, den einzigen, aber immer noch unvollkommenen Anhalt zur Ergründung ihrer etwaigen speciellen Funktion; aus ihrem übrigen Verhalten können wir hierüber keinen Aufschluss erhalten. Das Protoplasma ist, wie gesagt, heller und feinkörniger wie das der umgebenden Schleimschichtzellen, zeigt aber sonst keine Abweichungen; gegen Reagentien verhält es sich jenem gleich, nur dass es sich bei Anwendung der Goldmethode tief dunkel färbt. Der Kern kommt dadurch excentrisch zu liegen, dass die größere Masse des Zellprotoplasmas im Hals sich befindet. Gröbere Ausläufer und Fortsätze gegen die Cutis zu sind nicht vorhanden, und nach außen zu bildet die Hornschicht einen vollkommenen Abschluss.

Um zuerst die Ansichten früherer Forscher über die Funktion der Flaschenzellen anzuführen, so haben dieselben sich alle begnügt, Vermuthungen aufzustellen, die zum Theil wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben, zum Theil leicht zu widerlegen sind; merkwürdigerweise haben sie aber fast alle, ohne sich auf bestimmte That-

sachen zu stützen, mit dem Häutungsprocess in Verbindung gebracht.

Der Erste, der diese Zellen zuerst gesehen zu haben scheint, und zwar beim Frosch, ist Rudneff (19, 296). Die Flaschenzellen sollen nach ihm meistens frei auf der Oberfläche münden, bisweilen unter der oberflächlichsten Zellschicht liegen und einen, selten zwei oder drei zugespitzte Ausläufer am unteren kolbig angeschwollenen Ende haben. Diese Ausläufer halte ich nach kontrollirenden Untersuchungen für Kunstprodukte, hervorgerufen durch die von Rudneff angewandte Methode der Behandlung mit Silberlösungen, die hierin das Unglaublichste leisten. Über die Bedeutung der Zellen giebt der Autor nichts an; er verspricht weitere Mittheilungen, doch habe ich nicht erfahren können, ob und wo er dieselben publicirt hat.

F. E. Schulze (21, 166) hat sie bei Triton taeniatus, Triton niger und Rana esculenta gefunden. Zunächst bestreitet er die Angaben Rudneff's über ihre Ausmündung auf der Oberfläche: »wenigstens für gewöhnlich« läge die oberste Zellschicht über ihnen. Er »zweifelt nicht daran«, dass die Leydig'schen Zellen, die er bei der Tritonlarve sah, die Jugendformen dieser Zellen wären (dass sie es nicht sein können, geht wohl aus dem im betreffenden Abschnitt Mitgetheilten zur Evidenz hervor). Sie sollen ein Sekret liefern, das bei der Häutung die oberste Zellschicht von den darunter liegenden Zellen löst. Weitere Begründung dieser Ansicht wird versprochen, doch weiß ich ebenfalls nicht, ob der Autor sein Versprechen erfüllt hat.

Eberth (3, 2) hat sie ebenfalls beim Frosch und Triton gesehen und nennt sie geradezu Drüsenzellen. Sie sollen zwar nicht immer die äußerste Epidermisschicht durchbohren, in dem Falle aber Jugendformen darstellen. Über die Bestimmung ihres Sekrets giebt der Autor nichts an.

Langerhans (10, 746) hat die Flaschenzellen beim erwachsenen Salamander gesehen und hält einen Zusammenhang mit den Leydig'schen Zellen ebenfalls für möglich.

Leydig (14, 145) vermuthet in ihnen stellvertretende Elemente der Leydig'schen Zellen, lässt aber auch die Möglichkeit zu, dass sie mit den Langerhans'schen Schaltzellen in Zusammenhang ständen (was ich nach meinen Beobachtungen ebenfalls für unmöglich halte: s. oben). Der Autor scheint sie ebenfalls für einzellige Drüsen zu halten: der Hals der Zelle soll sogar bisweilen etwas über die Oberfläche der Haut hervorragen. Beobachtet hat derselbe sie bei

Rana platyrrhinus, Bufo calamita, Alytes obstetricans, Bombinator igneus, Salamandra maculosa, Salamandra atra, Triton taeniatus.

Es ist mir etwas auffallend gewesen, dass alle Beobachter ohne Weiteres diesen Zellen eine sekretorische Funktion zuschreiben zu müssen geglaubt haben; im Grunde spricht doch nichts weiter dafür, als die Form ihres Umrisses, der mit dem mehrzelliger Drüsen eine entfernte Ähnlichkeit besitzt. Meiner Ansicht nach spricht ihr Aussehen geradezu gegen die Annahme einer sekretorischen Funktion. Wir müssen doch wohl annehmen, dass die sekretorische Thätigkeit speciell vom Zellprotoplasma ausgeht, und da fällt es bei diesen Zellen auf, dass dasselbe bei ihnen sehr spärlich vorhanden ist, namentlich im Verhältnis zu den indifferenten Schleimschichtzellen, und dass der Kern den größten Theil der Zelle ausfüllt. Und wozu sollte das Sekret bestimmt sein? Auf die Oberfläche kann das Sekret nicht gelangen, wie oben ausgeführt, weil hier die Hornschicht einen Abschluss bildet; und beim Frosch findet, wie ich mich überzeugt habe, dasselbe Verhältnis statt. Gegen die Schulze'sche Ansicht spricht ihre besonders feste Verbindung mit der Hornschicht, vor Allem aber, dass sie gerade zu der Zeit, wo sie darnach funktioniren sollten, sich sämmtlich im Stadium ausgesprochenster Verkümmerung befinden. Für eine ähnliche Annahme wie die, welche ich Betreffs der Leydig'schen Zellen ausgesprochen habe, liegt hier keine Wahrscheinlichkeit vor.

Eher wäre es mir erklärlich gewesen, wenn man sie mit dem nervösen Apparat in Verbindung gebracht, in ihnen eine Art Sinneszellen zu erkennen geglaubt hätte. Man hätte sich dabei auf ähnliche Zellen in der Epidermis der niedrigeren Wirbelthiere berufen können, die wahrscheinlich dahin zu rechnen sind; nur dass hier das Vorhandensein eines nach außen frei hervorragenden Fortsatzes durch den Bau der Hornschicht ausgeschlossen ist.

Ich möchte ihnen jedoch weder eine sekretorische noch eine sensorische, sondern eine rein mechanische Funktion zuschreiben, nämlich die, eine festere Verbindung der Hornschicht mit der Schleimschicht zu bewirken. Was mich dazu veranlasst, sind folgende Überlegungen: Erstens läuft ihre Entwicklung vollständig neben der der Hornschicht einher, sie entstehen und vergehen mit ihr, sie verhalten sich überhaupt, als ob sie zur Hornschicht und nicht zur Schleimschicht gehörten. Ihre feste Verbindung mit der Hornschicht, ihre regelmäßige Vertheilung über die ganze Epidermis, ihr Ansetzen an drei Hornschichtzellen zugleich, selbst ihre keulenartige Form, alles Dieses scheint diese

Ansicht nahe zu legen und zu unterstützen. Dann aber spricht auch ihr feinerer Bau dafür, dass sie sich aus physiologisch höher stehenden Gebilden zu solchen mit rein mechanischer Funktion weiter differenzirt resp. zurückgebildet haben. Wenn wir ihre Entwicklung betrachten, so sehen wir sie Veränderungen erleiden, die denen durchaus analog sind, welche die Zellen der Hornschicht bei ihrer Entstehung aus Schleimschichtzellen erfahren, und sich von ihnen nur dadurch unterscheiden, dass der Process nicht völlig denselben Grad erreicht. Gleich jenen haben sie fast alle specifische Lebensenergie verloren; sie vermögen sich nicht mehr zu vermehren, der Kern verharrt im Zustande äußerster Ruhe, wie er durch seine stets abgerundete Gestalt anzeigt; zugleich ist ihr Protoplasma homogener geworden und die Intercellularbrücken unansehnlicher. Gegen Ende ihres Lebens, bei der jedesmaligen Häutung, wird dieses Verhältnis recht deutlich. Sie haben dann auch bedeutend an Volumen verloren, sehen verschrumpft aus: mit Saffranin färbt sich ihr ganzer Zellinhalt intensiv roth und behält diese Farbe auch nach längerem Liegen in Spiritus, eine Eigenschaft, die auf eine Art Verhornung hinzudeuten scheint (s. oben). Wenn ich alles Dieses zusammenfasse, so halte ich es für gerechtfertigt, sie eher zur Hornschicht als zur Schleimschicht zu rechnen und ihnen gleich jener eine mechanische Funktion zuzuschreiben[1].

Ich erwarte allerdings manchem Widerspruche zu begegnen, wenn ich sie so gewissermaßen als Nägel ansehe, mit denen das Stratum corneum angeheftet ist, aber soll man vor einer Deutung zurückschrecken, nur weil sie beim ersten Anblick allzugrob sinnlich erscheint, wenn sie doch zugleich allein eine Erklärung zu geben im Stande ist? Indessen gestehe ich gern zu, dass diese Hypothese noch weiterer Bestätigungen dringend bedarf, namentlich durch vergleichend-anatomische Untersuchungen, die wohl allein uns gründlichere Aufklärung über diese sonderbare Zellart zu geben im Stande sein werden. Sie scheint ja bei allen Amphibien mit Ausnahme der

[1] Leydig (12, 23) hat aus der Epidermis von Hyla arborea eine Zellart beschrieben, die an den Haftballen der Füße vorkommt und der er auch eine mechanische Funktion, allerdings ganz anderer Art, zuschreibt. Ich erwähne sie hier nur, weil sie nach der Abbildung eine gewisse Ähnlichkeit mit den Flaschenzellen zu haben scheinen. Längsstreifungen des Protoplasmas, wie sie Leydig bei jenen Zellen beobachtet, habe ich auch im Hals der Flaschenzellen zu beobachten geglaubt, fand sie aber bei Anwendung von Tauchlinsen nicht bestätigt.

Perennibranchiaten, vorzukommen und bei allen, so weit ich nach meinen Untersuchungen und bedingungsweise nach denen anderer Autoren beurtheilen kann, stets dasselbe Verhalten zu zeigen. Es wäre auch zu untersuchen, ob nicht analoge Organe auch bei höheren Wirbelthieren vorkommen. Bei den Fischen dagegen wird man sie, obgleich bei ihnen in der Epidermis Zellen vorkommen, die eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit ihnen haben, wohl kaum auffinden, da sie ja in ihrem Auftreten von der Bildung einer Hornschicht abhängig sind.

Intercellularstrukturen — Wanderzellen — Pigment. Die Verbindung der Epidermiszellen unter einander wird wie bei der Larve durch Intercellularbrücken und -lücken bewirkt. Dieselben fehlen gänzlich in der Hornschicht und zwischen der Hornschicht und den Flaschenzellen, sind rudimentär zwischen Hornschicht und Schleimschicht; an den übrigen Orten sind sie von annähernd gleicher Größe, circa 1 μ breit, ausgenommen zwischen den Flaschenzellen und den Schleimschichtzellen, wo sie kleiner sind, und an der Basis der der Cutis aufsitzenden Zellen, wo die Brücken eine Länge von 2—3, bisweilen sogar bis zu 5 μ und darüber besitzen. Im Übrigen zeigen die Intercellularstrukturen beim Erwachsenen eine so vollkommene Übereinstimmung mit denen bei der Larve, dass ich hier auf ein näheres Eingehen verzichten darf. Dasselbe gilt für das sporadische Auftreten von Wanderzellen in der Epidermis und für das Pigment.

Nerven und Sinnesorgane. Besondere nervöse Apparate von so komplicirtem Bau, wie die bekannten Seitenorgane der Larven, scheinen in der Epidermis erwachsener Amphibien nicht vorzukommen, wenigstens habe ich beim Salamander keine Spur davon wahrgenommen und finde in der Litteratur, so weit sie mir bekannt, auch keine Angaben dahin zu rechnender Beobachtungen.

Nerven in der Epidermis aufzufinden habe ich mich vergebens bemüht, da meine s. Z. in Kiel angestellten Vergoldungsversuche stets misslangen. Da dieselben aber Resultate hatten, die in anderer Beziehung vielleicht nicht unwichtig sind, so halte ich es für erlaubt, sie trotzdem hier mitzutheilen. Bei der Löwit'schen Methode löste sich stets während der Reduktion die Hornschicht in Verbindung mit den Flaschenzellen und den obersten Zellen der Schleimschicht ab. Bei der Henoque'schen Methode, Reduktion mit Weinsäure auf kaltem oder warmem Wege, blieb zwar der Zusammenhang der Epidermis ungestört, dagegen machte der Übelstand, dass alle

Intercellularflüssigkeit sich tief schwarz gefärbt hatte, die Präparate ebenfalls unbrauchbar.

An Hautstücken, bei denen nach Anwendung der Löwit'schen Methode die Reduktion unvollständig geblieben war, fiel mir auf, dass einerseits die Hornschicht und die an sie stoßenden Zellen der Schleimschicht, andererseits die Cutis und der untere Theil der Schleimschicht die Einwirkungen der Behandlung zeigten, und dass dazwischen eine neutrale Zone blieb, die dem Orte der oben erwähnten Ablösung entsprach. Es schien dies dafür zu sprechen, dass die Einwirkung der Reagentien von zwei Seiten her, und zwar ungleichmäßig, vor sich gegangen war; von oben her war die Flüssigkeit nur langsam durch die Hornschicht gedrungen und hatte nur die anstoßenden Zellen zu erreichen vermocht, während von unten her sie in gleicher Zeit die Cutis und einen größeren Theil der Schleimschicht durchtränkt hatte. Bei jüngeren Larven dagegen fand eine solche ungleichmäßige Einwirkung nicht statt, was ich auf Rechnung des Umstandes setzte, dass die nach der Oberfläche zu nicht abgeschlossenen Intercellularräume ein rascheres und gleichmäßigeres Eindringen der Reagentien gestatten. Da ich nun, wie schon vorher erwähnt, die in der Schleimschicht auftretende Kontinuitätstrennung auf die durch die Behinderung der Osmose bewirkten Koncentrationsunterschiede zurückführen zu müssen glaubte, habe ich durch Alkoholzusatz die Diffusion der Reduktionsflüssigkeit anzuregen gesucht. Der Erfolg entsprach den Erwartungen, indessen nöthigte mich damals der Mangel an lebenden Thieren, die Versuche zu unterbrechen, ehe ich genügende Resultate erzielt hatte, und habe ich bis jetzt aus Mangel an Zeit die Versuche noch nicht wieder aufnehmen können. Als beste Mischung der Reduktionsflüssigkeit ergab sich, nebenbei gesagt, Acid. formic. 30, Aq. dest. 20, Alkoh. 50. Andere Autoren haben bei ähnlichen Geweben durch starkes Verdünnen gute Resultate erzielt, wodurch ja ebenfalls die Diffusion erleichtert wird.

Die Nerven bilden in der Cutis ein reiches Geflecht, aus welchem Äste senkrecht durch die obere parallelfaserige und pigmentfreie Grenzschicht der Cutis aufsteigen, um in die basalen Intercellularlücken einzutreten. Hoffentlich werde ich nächstens über ihren weiteren Verlauf Näheres mittheilen können.

Cornea. Derjenige Theil der Epidermis, der sich als Epithel der Cornea über die Augen hinwegzieht, zeigt beim Salamander ein ganz eigenthümliches Verhalten und ist namentlich von dem viel-

untersuchten Cornea-Epithel des Frosches weit verschieden. Bei ganz jungen Larven zeigt er außer seiner Durchsichtigkeit keine Differenzen gegenüber der übrigen Epidermis; dagegen behält er, während jene die durchgreifendsten Veränderungen erleidet, stets seine ursprüngliche Beschaffenheit. Die in Fig. 3 gegebene Abbildung giebt zugleich ein so gutes Bild von dem Cornea-Epithel der Larve sowohl als des erwachsenen Salamanders, dass eine besondere Abbildung überflüssig wird. Auch beim erwachsenen noch bleibt ein breiter gestrichelter Cuticularsaum bestehen; die basalen Intercellularbrücken sind klein, das System der Intercellularlücken mündet frei auf die Oberfläche aus. Leydig'sche Zellen und Flaschenzellen treten nie bei ihm auf, von der Häutung bleibt es ausgeschlossen: dagegen zeigt es auch beim erwachsenen Thiere noch einen großen Reichthum an Langerhans'schen Schaltzellen.

Eine kurze Übersicht über die hauptsächlichsten Resultate meiner Untersuchungen über die Epidermis des erwachsenen Salamanders ergiebt ungefähr Folgendes:

Die Epidermis besteht aus einem einschichtigen Stratum corneum und einem mehrschichtigen Stratum mucosum.

Die Hornschicht besteht aus einer einfachen Lage verhornter Zellen ohne Intercellularbrücken und -lücken und bildet einen mit Ausnahme der Mündungen der großen mehrzelligen Hautdrüsen weder durch inter- noch durch intracellulare Öffnungen unterbrochenen Überzug über die ganze Körperoberfläche.

Sie ist durch Umbildung aus Zellen der Schleimschicht entstanden, und wiederholt sich dieser Vorgang periodisch während des ganzen Lebens.

Die Schleimschicht lässt keine Unterscheidung in weitere Unterabtheilungen zu. Sie besteht aus mehrfachen Lagen wohl ausgebildeter, streng von einander geschiedener Zellen, die sich auf dem Wege der sogenannten indirekten Zelltheilung vermehren.

Die Flaschenzellen gehen durch Umbildung aus Schleimschichtzellen hervor, welcher Vorgang sich gleichzeitig mit der Bildung einer neuen Hornschicht periodisch wiederholt; eine direkte Vermehrung durch Theilung findet nicht statt. Sie gehören morphologisch und physiologisch zur Hornschicht und haben gleich dieser eine rein mechanische Funktion.

Die Intercellularlücken sind, wie bei der Larve, die Bahnen für eine aus der Cutis einströmende Flüssigkeit, welche die Ernährung der Zellen vermittelt. Diese Ernährung ist hier jedoch nur in den unteren Lagen der Schleimschichtzellen energisch genug, um eine Vermehrung derselben zu veranlassen; je näher der Oberfläche die Zellen liegen, desto weniger Lebensenergie besitzen sie.

Es ist wahrscheinlich, dass das Stratum mucosum Nervenfasern enthält und dass diese hauptsächlich in den Intercellularbahnen verlaufen.

Das diffuse Pigment der Epidermis bewirkt die Zeichnung, die Chromatophoren eine mit reflektorischen Vorgängen zusammenhängende Veränderung der Färbung.

Die Cornea bewahrt zeitlebens den Bau, welchen sie und die ganze übrige Epidermis zur Zeit der Geburt besaß.

Allgemeine Betrachtungen.

Bei den Wirbelthieren ist die Epidermis dasjenige Organ, welches die Beziehungen des Gesammtorganismus zum umgebenden Medium zu vermitteln bestimmt ist. Es muss daher auch die Verschiedenheit des umgebenden Mediums in dem Bau dieses Organes zum Ausdruck kommen, wenn dieselbe so bedeutend ist wie bei den beiden in Betracht kommenden Medien, Luft und Wasser. Wir können nach diesen verschiedenen Medien die gesammte Wirbelthierwelt eintheilen in zwei große Unterabtheilungen, in die typischen Wasserbewohner und die typischen Landbewohner. Zu den ersteren gehören die Acardiaci, Cyclostomen und Fische, zu den letzteren die Reptilien, Vögel und Säugethiere, und in der Mitte zwischen beiden stehen die Amphibien, die auch hierin eine merkwürdige Übergangsstellung einnehmen. Sehen wir den Unterschied zwischen diesen beiden Wirbelthiertypen näher an, so können wir das Verhältnis der Körperoberfläche zum umgebenden Medium in folgendem Satze formuliren:

Das Hautepithel der typischen Landbewohner findet seinen Abschluss nach außen zu in einer Hornschicht, welcher bei den typischen Wasserbewohnern eine Cuticularbildung der äußersten Zellschicht entspricht

Es dürfte wohl nicht zu gewagt erscheinen, wenn ich die Meinung ausspreche, dass dieser Satz für die Entwicklungslehre von

nicht geringer Bedeutung ist. Wir sehen bei den untersten Wirbelthierklassen das Hautepithel auf einer Stufe verharren, auf der es vom Epithel des Magendarmkanals fast gar nicht verschieden ist, wenn wir davon absehen, dass in dem einen Einrichtungen, die mit der Verarbeitung der aufgenommenen Nahrung in Beziehung stehen, in dem andern komplicirte Organe zur Vermittlung sinnlicher Eindrücke sich ausgebildet haben, und uns ausschließlich mit der Gestaltung der Oberfläche beschäftigen. Es stehen eben die innere und die äußere Körperoberfläche unter annähernd denselben Verhältnissen, beide sind hauptsächlich den Einwirkungen eines flüssigen Mediums, des Wassers, ausgesetzt; es genügte daher für die Bedeckung ein weiches Epithel, welches nach außen zu seinen Abschluss in einer dichteren Modifikation des Zellprotoplasmas der obersten Zellen fand. Bei den niedrigsten Formen war dies ein Wimperepithel, doch bildeten sich die Wimpern, als ihre Funktion unnöthig wurde, zurück, und an ihre Stelle trat der gestrichelte Cuticularsaum. Erst bei den höheren Wirbelthieren tritt ein durchgreifender Unterschied zwischen dem Epithel der inneren und dem der äußeren Körperoberfläche auf. Der Cuticularsaum mochte wohl einen hinreichenden Schutz gegen die Einwirkung des Wassers gewähren, er war aber zu zart, um den schädlichen Einflüssen eines Aufenthalts auf dem Trockenen Trotz zu bieten. Diese Einflüsse sind zweierlei Art: erstens die durch den Luftaufenthalt veranlasste Verdunstung der Körperfeuchtigkeit und zweitens die aus der steten Berührung mit festen Gegenständen hervorgehenden mechanischen Beschädigungen der Epidermis. Letztere erforderten eine resistentere Beschaffenheit der äußeren Zellen, erstere einen dichteren, weniger durchlässigen Abschluss der Epidermis nach außen zu; es musste daher die Epidermis nach außen zu eine zusammenhängende Schicht besonders harter, also wasserarmer, Zellen bilden und die Intercellularräume durften nicht mehr frei auf der Oberfläche ausmünden. Beiden Anforderungen entspricht die Bildung, die wir von nun an aufwärts in der Wirbelthierwelt antreffen, die Differenzirung der bis dahin gleichwerthigen oberen Zellen der Epidermis zu einem Stratum corneum. Wollen wir nun verstehen, wie diese Bildung zu Stande kam, so müssen wir die Spuren dieses allgemeinen Entwicklungsganges aufsuchen, die uns am deutlichsten erhalten geblieben sind in der Entwicklung der Thiere, die auf der Grenze zwischen den Wasserbewohnern und Landbewohnern stehen, der Amphibien.

Es ist zweifelhaft, ob wir die Amphibien mehr den ersteren oder den letzteren zurechnen sollen; so sehr finden wir bei ihnen das Wesen der Übergangsformen ausgeprägt. Während einige schon als Landthiere geboren werden, mithin den Zustand des Wasserthiers, den wir als Larvenform unterscheiden, schon vor der Geburt als embryonale Form durchmachen, z. B. der Alpensalamander, bleiben andere zeitlebens Larven, die Perennibranchiaten: und unter diesen zeigen wieder einige die Eigenthümlichkeit, dass sie sich gelegentlich noch nach der Geschlechtsreife, also nach Beendigung der Ausbildung, zu Landbewohnern entwickeln können, so dass bei ihnen die Larvenform bald einen provisorischen, bald einen definitiven Zustand darstellt. Wir werden desshalb wohl annehmen müssen, dass die Amphibien erst als solche, d. h. nachdem sie sich durch höhere Ausbildung der Gliedmaßen und vieler anderer Organe zu einer den Fischen selbständig gegenüber stehenden Wirbelthierklasse entwickelt hatten, die Fähigkeit erwarben, als typische Landbewohner weiter zu leben, und dass Erscheinungen, wie sie beim Alpensalamander auftreten, eine durch die Vererbung erworbene Anticipation des Entwicklungsganges vorstellen; mit ähnlichen Anticipationen haben wir ja in der Entwicklungsgeschichte vielfach zu rechnen. Um nun zu erfahren, wie sich die Amphibien zu Landbewohnern weiter entwickelten, betrachten wir den Entwicklungsgang des gefleckten Salamanders, der durchaus geeignet ist, uns die erforderlichen Fingerzeige zu geben. Wir sehen nun, wie bei ihm die obersten, den Cuticularsaum tragenden Epidermiszellen zu einer gewissen Zeit wasserärmer und härter werden, die Intercellularlücken zwischen ihnen sich schließen, kurz wie diese Zellen vorübergehend eine Art wirklicher Hornschicht darstellen. Lassen wir diesen Vorgang, wie er sich hier an einem einzigen Thiere abspielt, sich in der Entwicklungsgeschichte im Verlaufe eines langen Zeitraums an einer großen Zahl auf einander folgender Generationen allmählich vollziehen, so resultirt folgende Vorstellung: Unter den Wirbelthieren, die bis dahin ausschließlich auf den Wasseraufenthalt angewiesen waren, waren diejenigen, bei denen die obere Grenzschicht der Epidermis härter und resistenter war als bei den übrigen, dadurch auch besser befähigt, sich längere Zeit außerhalb des Wassers, auf dem festen Lande, aufzuhalten (von den Veränderungen der übrigen Organe, die damit einhergehen müssen, sehe ich hier gänzlich ab, natürlich ohne ihre Wichtigkeit verkennen zu wollen). Da diese Thiere einen größeren Nahrungsbezirk und in Folge dessen

günstigere Chancen für Ernährung und Fortpflanzung hatten, konnten ihre Eigenthümlichkeiten sich durch Vererbung und fortgesetzte Anpassung immer mehr ausbilden, und es entstand so allmählich eine besondere Art, bei der die obere Schicht der Epidermis aus wasserarmen, hornartigen Zellen bestand. Wie bei jeder künstlichen Vertrocknung die Intercellularbrücken schrumpfen und schließlich ganz verschwinden, so schlossen auch hier die Zellränder fest an einander, wodurch eine weitere günstige Bedingung für den Landaufenthalt geschaffen wurde. Aber auch diese wasserarme Zellschicht konnte den mechanischen Einwirkungen des Landlebens nicht dauernd widerstehen; sie musste von Zeit zu Zeit ersetzt werden, und zu dem Zweck musste die nächste Zellschicht dieselben Veränderungen durch Vertrocknung und Verhornung erleiden, wobei sich die Cuticularsaumbildung nicht wiederholte, da zu dieser nur auf den Wasseraufenthalt berechneten Bildung weder Grund noch Veranlassung vorlag, wie wir denn auch beim Salamander bei allen Häutungen in der sich zum Ersatz bildenden Hornschicht keine derartige Differenzirung auftreten sehen. So war denn zur Bildung einer Hornschicht auch noch die periodische Häutung hinzugekommen.

Bis zur ersten Häutung inclusive wird dieser Entwicklungsgang von der Salamanderlarve anticipirt, d. h. erledigt gewissermaßen ehe er nöthig wird, und sie wird erst zum Landthier, nachdem sie schon eine wirkliche Hornschicht acquirirt hat. Verlassen wir nun dieses Thier und sehen, wie die Hornschicht sich von nun an weiter ausbildet.

Wir sahen für die Bildung einer Hornschicht als bestimmend die Nothwendigkeit an, den Organismus gegen die durch die Luft bewirkte Verdunstung der Körperfeuchtigkeit so wie gegen mechanisch wirkende Schädlichkeiten zu schützen. Der erstere dieser beiden Punkte ist erledigt, seitdem eine zusammenhängende Hornschicht die Epidermis nach außen abgeschlossen hat; für die weitere Entwicklung kommt von jetzt an nur noch das rein mechanische Moment in Betracht. Hierbei haben wir ebenfalls zwei Arten zu unterscheiden: erstens die durch die stete Berührung mit festen Gegenständen wirkenden Schädlichkeiten des Landaufenthalts, und zweitens die gröberen mechanischen Insulte, denen das Thier, meistens seitens anderer Thiere, ausgesetzt ist. Beide finden ihren Ausdruck in Gebilden von ganz verschiedenem histologischen Ursprung: das Princip des Schutzes gegen gröbere mechanische Insulte vertreten Bildungen,

die in der Cutis entstehen, also vom Mesoderm abstammen, während das Princip des Schutzes gegen die specifischen Schädlichkeiten des Landaufenthalts von der Epidermis und zwar speciell von der Hornschicht vertreten wird. In den unteren Wirbelthierklassen sind diese Verhältnisse noch sehr einfach. Bei den Fischen kommt nur das Princip des Schutzes gegen gröbere Insulte zur Geltung, die Schutzwaffen der Haut sind demgemäß aus der Cutis sich entwickelnde Gebilde (Schuppen etc.). Bei den jetzt lebenden Amphibien kommt dieses Princip fast gar nicht mehr in Betracht, dagegen hat sich das andere jenseits der Larvenform geltend gemacht in der Bildung einer Hornschicht. Ich will nun diese beiden Faktoren der Bildung von Schutzvorrichtungen der Kürze halber als bindegewebiges und epidermoidales Princip bezeichnen, und werde anzudeuten suchen, wie beide im weiteren Verlaufe der Entwicklung ihren Ausdruck finden.

Die meisten Amphibien ziehen das Wasser oder doch wenigstens einen feuchten Aufenthalt vor, es genügt daher für sie ein dünner Hornschichtüberzug. Die Reptilien dagegen setzen sich den schädlichen Einflüssen des Landlebens in weit höherem Maße aus, das epidermoidale Princip macht sich demgemäß bei ihnen schon mehr geltend, an Stelle der einschichtigen Hornschicht tritt eine vielschichtige. Partielle Verdickungen der Hornhaut, die Schwielenbildungen, die zum Theil schon bei den Amphibien vorkommen, gehören ebenfalls hierher, da sie einer energischeren Berührung fester Gegenstände angepasst sind. Das bindegewebige Princip macht sich bei den Amphibien und Reptilien meistens unabhängig vom epidermoidalen geltend; selbst wenn die auf beiden beruhenden Bildungen sich fest vereinigt haben, wie bei dem Panzer der Schildkröten, lässt sich eine Scheidung noch leicht durchführen. Schwieriger wird dies, wo diese Bildungen, wie bei den höheren Klassen, sich zu Organen von komplicirteren Funktionen entwickeln; unmöglich ist es indessen auch dort nicht. Die Haare, die Federn, die Nägel u. s. w. lassen stets noch erkennen, dass ihnen ursprünglich das epidermoidale Princip zu Grunde gelegen hat und auch noch neben der erworbenen höheren Funktion fortbesteht. Die Nägel z. B. sind als Scharrvorrichtungen entstanden und haben auch, wo sie als Angriffswaffen dienen, den Zweck, eine energische Berührung festerer Gegenstände zu ermöglichen; dessgleichen die Hörner. Es würde mich zu weit führen, wollte ich dieses in den einzelnen Fällen ausführen und den Antheil jedes der beiden Principe nachweisen; aber man wird,

wenn auch durch höhere Differenzirung die ursprüngliche Bedeutung bisweilen ganz in den Hintergrund gedrängt wird, den Grundgedanken dieser Unterscheidung der beiden Hauptprincipe nichtsdestoweniger jedes Mal durchführen können.

Nachdem ich so anzudeuten versucht habe, wie diese beiden Principe sich auch bei den höchstentwickelten Wirbelthieren geltend machen, wende ich mich wieder zu den einfacheren Verhältnissen, die eine gründliche Prüfung und eine zuverlässigere Deutung ermöglichen. Ich habe behauptet, dass der Schutz gegen die Einwirkung des umgebenden Mediums bei den Wasserbewohnern, also bei den Fischen und den Amphibien während des Larvenzustandes, durch die Cuticularbildungen der äußersten Epidermiszellen bewirkt wird, mögen diese sich nun als einfacher Saum zeigen oder andere Formen annehmen; und dass bei den Landthieren an Stelle der Cuticularbildungen eine Lage verhornter Zellen tritt. Ferner habe ich gesagt, dass die Bildung der Hornschicht bei den Amphibien auf einer niedrigen Stufe stehen bleibt und damit ihrer Abhängigkeit vom Wasser entspricht: dass dieselbe, um mich so auszudrücken, einer im Verhältnis zu den höheren Wirbelthieren noch wenig entwickelten Befähigung zum Landaufenthalt Ausdruck giebt. Ich glaube nun, dass die Hornschicht diesen einfachen Bau, den ich beim Salamander beschrieben habe, bei allen zum Landthier ausgebildeten Amphibien besitzt, dass sie also meistens nur aus einer einfachen Lage verhornter Zellen besteht. Ich kann hierbei Betreffs der übrigen Amphibien meistens nur nach Daten urtheilen, die mir die einschlägige Litteratur liefert, und diese scheinen meiner Ansicht oft zu widersprechen; ich werde aber nachzuweisen suchen, dass diese Widersprüche meistens nur scheinbare sind. Im Verlaufe dieser Arbeit habe ich mehrere Male Gelegenheit gehabt, auf die Schwierigkeiten in der Behandlung der Amphibien-Epidermis und die dadurch bewirkte Möglichkeit von Beobachtungsfehlern hinzuweisen und Beispiele dafür anzuführen. Ich glaube mir, wegen meiner sehr ausführlichen Versuche über diesen Gegenstand, in dieser Hinsicht ein Urtheil über die Resultate anderer Forscher erlauben zu dürfen und bitte dieselben mir zu verzeihen, wenn ich einige derselben anders deute als sie selbst.

F. E. Schulze (21, Tafel VIII Fig. 9) giebt eine Abbildung von der Epidermis des Triton taeniatus, bei der die Hornschicht fehlt. Sie wird abgesprungen sein, bei Durchschnitten von Salamanderhaut passirt dies wenigstens sehr leicht; an guten Präparaten

erscheint sie eben so scharf begrenzt wie beim Salamander und besteht ebenfalls nur aus einer Lage verhornter Zellen, wie ich mich selbst habe überzeugen können.

In einer Abhandlung über Pleurodeles Waltlii giebt Leydig (15, Tafel XVI Fig. 7) eine Abbildung, aus welcher hervorgeht, dass dieses Thier eine einschichtige Hornschicht besitzt. Figur 9 derselben Tafel giebt ein Bild, welches mit der von mir in Fig. 15 dargestellten Spirituswirkung zusammenzustellen sein möchte, aber die wirkliche Hornschicht noch zu erkennen erlaubt.

Der Frosch hat, wie ich mich selbst überzeugt habe, ein einschichtiges Stratum corneum. Andere Autoren nennen es zwei- oder dreischichtig, ich glaube aber, dass diese Angaben, so weit sie nicht etwa durch schlechte Konservationen veranlasst sind, auf der Verschiedenheit der Ansichten beruhen, was man zur Hornschicht zu rechnen hat. Die oberen Zellen der Schleimschicht sind stärker abgeplattet; ich rechne sie aber nicht zur Hornschicht, da sie noch deutlich körniges Protoplasma und Intercellularbrücken zeigen, wie auch F. E. Schulze (21, 167) angiebt.

Weitere Aufschlüsse über das Verhalten der Hornschicht in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht dürfte namentlich eine eingehendere Untersuchung des Häutungsvorganges ergeben. Wenn, wie F. E. Schulze in Übereinstimmung mit Leydig, Eberth u. A. behauptet, bei den Fröschen zwei Zelllagen bei der Häutung abgestoßen werden, während der Salamander und nach Bolau (1, 18) Triton cristatus und Cryptobranchus japonicus nur die einschichtige Hornschicht abwerfen: so ist zu vermuthen, dass nur die Caudaten die einfacheren Formen der Häutung zeigen, und dagegen die Batrachier einen Übergang zu den komplicirten Häutungsvorgängen der Reptilien aufweisen, wodurch denn auch unsere Kenntnisse von den verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere zu einander nicht unwesentlich gefördert werden dürften.

Heidelberg, im März 1880.

Verzeichnis der citirten Litteratur.

1) Bolau, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Dissert. Göttingen 1864.

2) Eberth, Zur Entwicklung des Gewebes im Schwanz der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat. II. 1866.

3) — Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.

4) Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. m. Anat. XVI. 1878.

5) — Zur Kenntnis der Gerüste im Zellkern und ihrer Veränderungen durch chromsaure Salze. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1878. Nr. 23.

6) — Über das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung, und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virchow's Arch. LXXVII. 1879.

7) Knauer, Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878.

8) — Hemmungsbilder bei Caudaten und Batrachiern. Zool Anzeiger vom 30. Sept. 1878.

9) — Das Lebendiggebären bei Salamandra mac. Zool. Anzeiger vom 16. December 1878.

10) Langerhans, Über die Haut der Larve von Salamandra mac. Arch. f. mikr. Anat. IX. 1873.

11) Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

12) — Über Organe eines sechsten Sinnes. Nov. act acad. Leop. Carol. XXXIV.

13) — Über die äußeren Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. IX. 1873.

14) — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. XII. 1876.

15) — Die Rippenstacheln des Pleurodeles Waltlii. Arch. f. Naturg. XLV. Jahrgang, 1. Bd.

16) Peremeschko. Über die Theilung der thierischen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. XVI. 1878.

17) — Über die Theilung der thierischen Zellen. Forts. Arch. f. mikr. Anat. XVII. 1879

18) Pfitzner, Die Leydig'schen Zellen in der Schleimhaut der Larve von Salamandra maculosa. Dissert. Kiel 1879.

19) Rudneff, Über die epidermoidale Schicht der Froschhaut. Arch. f. mikr. Anat. I. 1865.

20) Rusconi, Histoire naturelle, développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.

21) F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. III. 1867.

22) — Über cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. V. 1869.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIV—XXV.

(Sämmtliche Abbildungen sind mit dem Oberhäuser'schen Zeichenapparat in Tischhöhe gezeichnet. Die angewandten Linsensysteme sind Seubert III, V, VII à Immers.)

Fig. 1. Larve kurz vor der Geburt. *a* Strat. corn. *b* Strat. muc. *c* Cutis. *d* Leydig'sche Zelle. Syst. V.

Fig. 2. Dasselbe. a_1 Langerhans'sche Schaltzelle. b_1 Kerntheilungsfigur. Syst. VII à Imm.

Fig. 3. Larve, 8 Tage alt. Syst. V.

Fig. 4 u. 5. Dasselbe. *dd* Übergangsformen der Leydig'schen Zellen. Syst VII à Imm.

Fig. 6. Larve, 2 Monat alt. Syst. V.

Fig. 7. Leydig'sche Zelle mit zwei Kernen. Syst. V.

Fig. 8. Larve 3—4 Monat alt. Leydig'sche Zellen in zwei Lagen. Syst. III.

Fig. 9. Dasselbe. Mit Hämatoxylin stark überfärbt. Syst. III.

Fig. 10. Larve 3—4 Monat alt. Stratum corn. larv. und Leydig'sche Zellen der oberen Lage. Syst. III.

Fig. 11. Dasselbe. Strat. corn. und Ersatzschicht. Syst. V.

Fig. 12. Strat. corneum larvale kurz vor der Häutung. Syst. V.

Fig. 13. Larve nach der Häutung. *a* definitive Hornschicht. *dd* Leydig'sche Zellen in Rückbildung. Syst. V.

Fig. 14. Leydig'sche Zelle aus dem vierten Monat. Syst. V.

Fig. 4, 5, 6, 8 sind nach Osmiumsäure-, die übrigen nach Chromsäurepräparaten gezeichnet.

Fig. 15. Epidermis des erwachsenen Salamanders. Zur Demonstration der Alkoholwirkung. *a* homogene Cuticula. *b* Hornschicht. *c* Schleimschicht. *d* Cutis. *e* Flaschenzelle. Syst. V.

Fig. 16. Dasselbe nach einem gut konservirten Präparat. *a* Hornschicht. *b* Schleimschicht. *c* Cutis. a_1 Einstülpung der Hornschicht an der Drüsenmündung. b_1 Zellenmantel. c_1 Fasermantel. Syst. V.

Fig. 17. Stratum corneum des erwachsenen Salamanders. Syst. V.

Fig. 18. Verschiedene Formen von Flaschenzellen. Syst. V.

Fig. 19. Dasselbe, kurz vor der Häutung. Syst. V.

Fig. 20. Dasselbe, von der Larve nach der Häutung. Syst. V.

Fig. 21—30. Kerntheilungsfiguren aus dem Stratum mucosum des erwachsenen Salamanders. Syst. VII à Imm.

Bei 21 und 22 ist nur der Kern gezeichnet, bei den übrigen die ganze Zelle, bei 24, 25, 27, 28, 29 auch die Intercellularbrücken; letztere bei 29 von bemerkenswerther Größe.

Fig. 1.

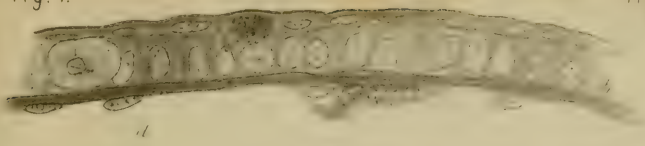


Fig. 5.

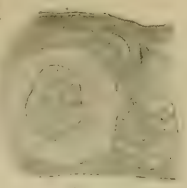


Fig 2

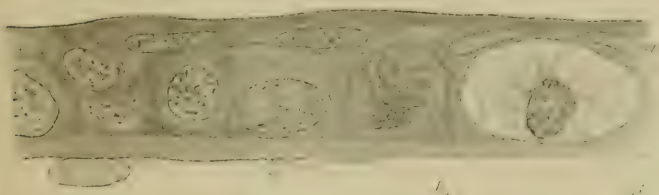


Fig 7

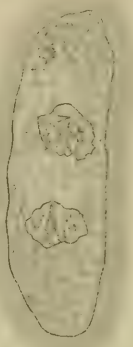


Fig. 3

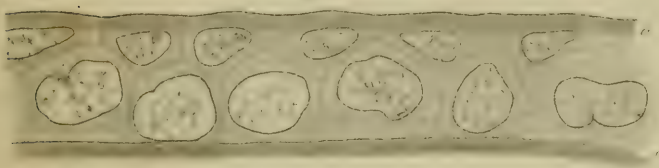


Fig. 4.

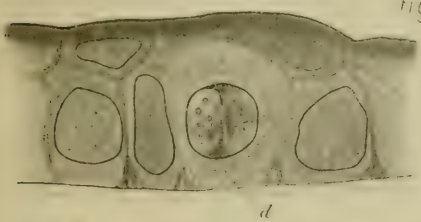


Fig 6

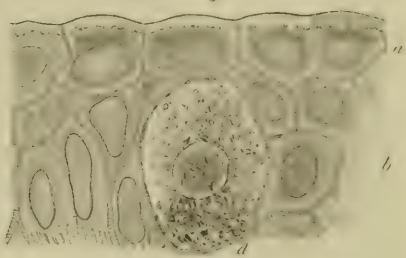


Fig. 8

Fig. 9.

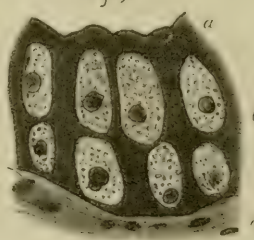


Fig. 10.

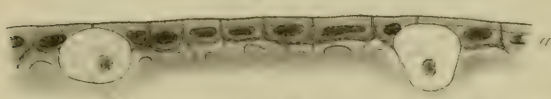


Fig 11

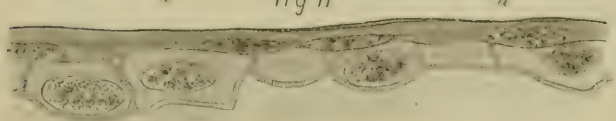


Fig. 23.

Fig. 24

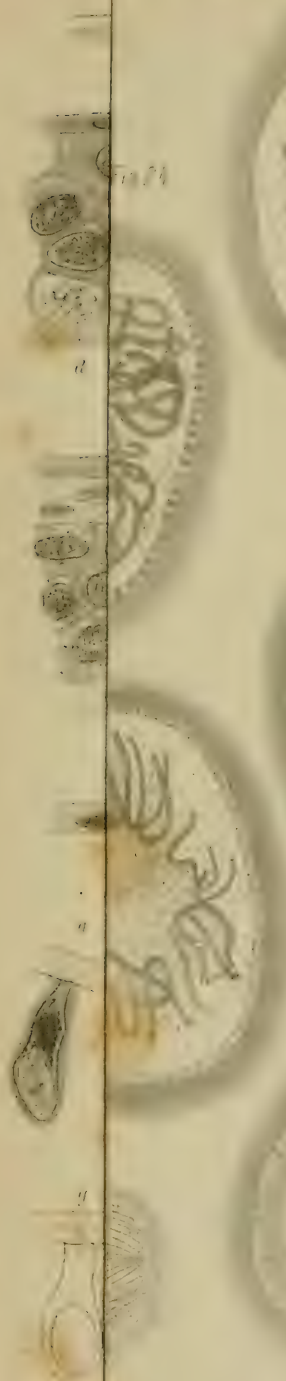


Fig. 26

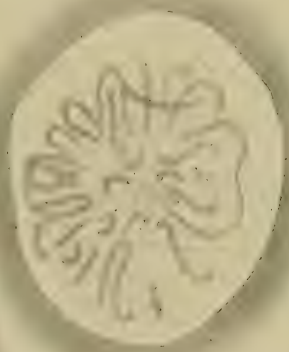


Fig. 29

Pfitzner ge

Lith. Anst. v. J. S. Bach, Leipzig

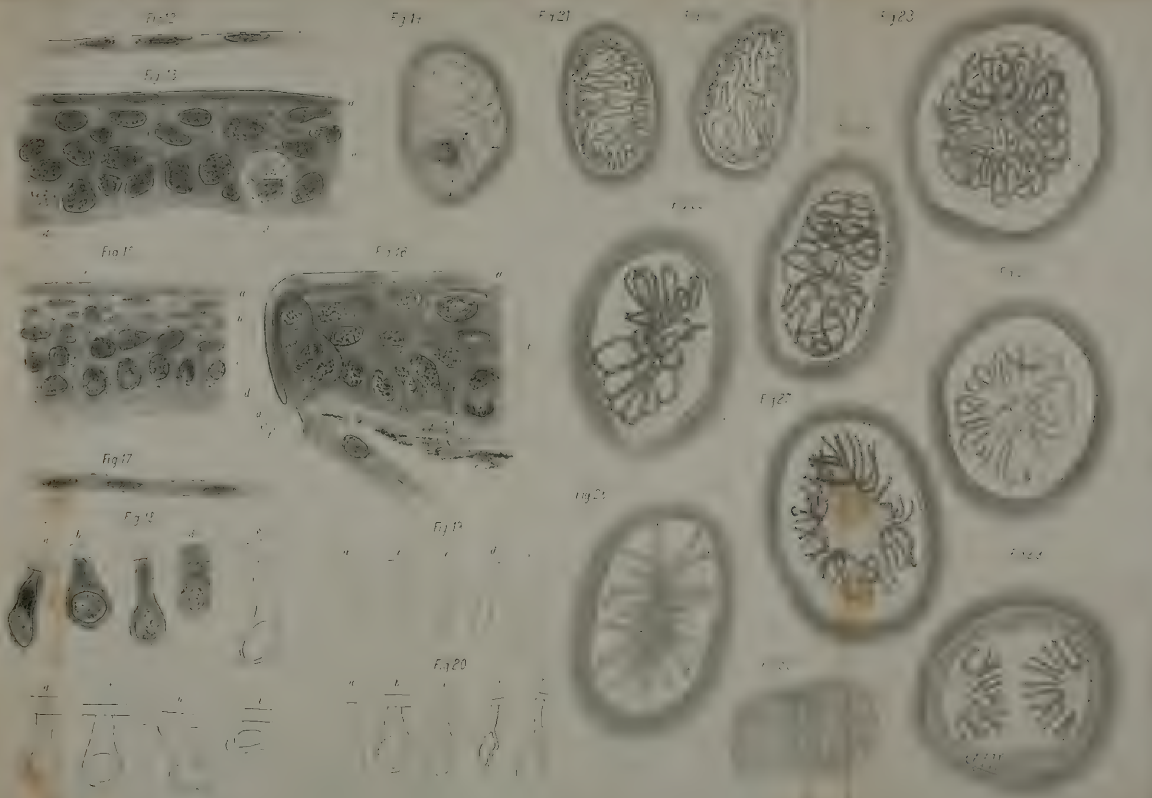


Fig 12
Fig 13
Fig 14
Fig 15
Fig 16
Fig 17
Fig 18
Fig 19
Fig 20
Fig 21
Fig 23
Fig 27

Über den Conus arteriosus bei Butirinus und bei anderen Knochenfischen.

Von

J. E. V. Boas,
in Kopenhagen.

Mit Tafel XXVI.

Es wird allgemein bekannt sein, dass STANNIUS vor vielen Jahren bei einer mit den Heringen verwandten Form, Butirinus (Albula), fand, dass zwei Querreihen von Klappen an der Grenze des Ventrikels und des Conus vorhanden waren, während sonst bei den Teleostiern sich nur eine Reihe findet. Seitdem scheint Butirinus nicht wieder hierauf untersucht zu sein, obgleich inzwischen GEGENBAUR's so wichtige Arbeit über den »Bulbus« der Fische erschienen ist und nothwendig zu einer wiederholten Prüfung der STANNIUS'schen Angabe auffordern musste, wie denn auch GEGENBAUR in der genannten Abhandlung direkt die Wichtigkeit »die genaueren Verhältnisse der zwei Klappenreihen von Butirinus kennen zu lernen« betont.

Durch die zuvorkommende Liberalität des Vorstandes der zweiten Abtheilung des Kopenhagener Museums, der Herren Etatsrath, Prof. STEENSTRUP und Dr. LÜTKEN, bin ich in Stand gesetzt worden das Herz eines großen Butirinus, so wie einiger anderen heringsartigen Fische zu untersuchen; ich habe dann auch verschiedene andere Teleostier untersucht. Es haben sich durch diese kleine Untersuchung recht interessante Aufschlüsse sowohl speciell für Butirinus wie für die Teleostier überhaupt ergeben, die ich in den folgenden Zeilen darstellen werde.

Das Herz von Butirinus (Albula) ist eben so wie das der meisten anderen Fische (das der Dipnoi ausgenommen) annähernd symmetrisch gebaut. Der Ventrikel hat noch etwas von derselben Rautenform, die für den Amia-Ventrikel, wenn er von unten gesehen wird, charakteristisch ist; doch ist er länglicher als dieser. Von außen gesehen stößt der Ventrikel direkt an den Bulbus arteriosus; unten ist ein tiefer Einschnitt zwischen beiden, seitlich und oben sieht man an der Grenze beider einen gelblichen Gürtel. Der Bulbus setzt sich vorn ohne Grenze in den übrigen Theil des Truncus arteriosus fort: die Kiemenarterien gehen in ähnlicher Weise wie bei Amia ab, es heißt: etwas nach oben zu, nicht ganz seitlich (Fig. 4—5).

Wenn wir das Herz öffnen (Fig. 2), finden wir, dass ein Conus, von welchem äußerlich nichts zu sehen war, keineswegs fehlt. Er ist aber sehr kurz, ziemlich dünnwandig, und der dicke Bulbus schlägt sich kragenförmig über ihn zurück. Oben und seitlich würde man jedoch den Conus sehen können, wenn nicht die rinnenförmige Vertiefung zwischen dem dicken Bulbus und dem Ventrikel, in deren Boden eben der Conus liegt, hier durch ein loses, fettreiches, elastisches Gewebe, das den oben genannten gelblichen Gürtel bildet, ausgefüllt wäre. Der Conus setzt sich übrigens scharf sowohl gegen den Ventrikel als gegen den Bulbus ab; er ist eben so wie der Ventrikel mit quergestreiften Muskelzellen versehen. Der Bulbus arteriosus besitzt eine dicke Schicht von glatten Muskelzellen: außen ist diese von einer starken elastischen Schicht überdeckt. Das lose, fettreiche, elastische Gewebe, welches den Conus bedeckt, ist als eine Wucherung dieser Schicht, die sich auch, aber verdünnt, auf den Ventrikel fortsetzt, aufzufassen.

Vom Conus entspringen zwei Querreihen von Klappen. Die hinterste Reihe besteht aus zwei wohlentwickelten, breiten, kurzen Klappen, deren hinterer (angehefteter) Rand nicht abgerundet sondern ziemlich gerade erscheint. Zwischen diesen zwei Klappen finden sich Rudimente zwei anderer. Die vordere Querreihe besteht nur aus zwei Klappen, die vor den zwei entwickelteren der hinteren Reihe sitzen; ihr hinterer Rand ist vom Vorderrand der zwei hinteren Klappen überdeckt. Die zwei Klappen der Vorderreihe sind, wie es auch aus Fig. 2 ersichtlich ist, ziemlich lang, sie entspringen — selbstverständlich — vom Conus, das heißt ihr hinterer Rand ist an diesen befestigt, der vordere Theil ihrer Seitenränder heftet sich aber an die Bulbuswand, so dass sie sich halb im Bulbus

befinden. Sie sind, eben so wie die hinteren, dünnwandig, ohne Mittelkiel; die Seitentheile sind von wenigen Löchern durchbrochen. Von den Klappen gehen sehr spärliche Fäden an die Wand.

Der Vergleich des Conus und Bulbus von Butirinus mit den gleichnamigen Gebilden von Amia ist von dem größten Interesse (vgl. Fig. 1). Wie man sich erinnert findet sich bei Amia ein Conus, der in Vergleich mit dem Conus der anderen Knochenganoiden als ein sehr verkürzter bezeichnet werden muss; hier ist die Verkürzung bedeutend weiter geschritten. Von der Conuswand entsprangen bei Amia drei Querreihen von Klappen: in jeder Querreihe fanden sich vier Klappen, von welchen zwei weit kleiner als die zwei anderen waren. Bei Butirinus ist eine — welche kann ich nicht sicher entscheiden — der zwei hinteren Querreihen zu Grunde gegangen; dasselbe ist mit den zwei kleinen Klappen der vorderen Querreihe der Fall; und die zwei kleineren Klappen der übrig gebliebenen hinteren Querreihe sind kaum mehr erkennbar. Die Klappen der vorderen Querreihe sind sowohl bei Amia als auch bei Butirinus mit dem vorderen, größeren Theil ihrer Seitenränder an die Bulbuswand geheftet (auch bei Lepidosteus heftet der vordere Theil der genannten Klappen sich an die Bulbuswand). Dieselben Klappen sind auch bei Butirinus ziemlich lang, wenn auch kürzer als bei Amia. Alle entwickelteren Conusklappen zeichnen sich bei beiden Formen durch ihren hinteren abgestutzten Rand, die hinteren dazu noch durch ihre Breite und Kürze aus; die Seitentheile der vorderen Klappen sind bei beiden Formen durchlöchert. — Die Bulbuswand, die bei Amia noch ziemlich dünn, wenn auch, recht besehen, dicker als die übrige Truncuswand war, ist hier ganz bedeutend verdickt worden.

Somit sind die Verhältnisse von Butirinus von denen bei Amia leicht ableitbar: einerseits ist der Conus stark reducirt, andererseits der Bulbus weiter entwickelt.

Auch am übrigen Herzen sind ein paar nennenswerthe Änderungen eingetreten. Bei Amia wie bei den anderen Knochenganoiden (und bei den Dipnoi) ist der hintere Theil der dorsalen Conuswand mit der ventralen Atriumwand eng verbunden, und der vordere Rand der Atrioventricular-Öffnung ist durch einen winzig kurzen Theil des Ventrikels vom hinteren Ende des Conus geschieden (vgl. Fig. 1—3 meiner Ceratodus-Abhandlung). Hier bei Butirinus ist keine Verwachsung mehr zwischen Atrium und Conus, und der Theil des Ventrikels, welcher zwischen dem hinteren oberen Rande des

Conus und dem vorderen Rande der Atrioventricular-Öffnung liegt, ist vielmals stärker und länger geworden (Fig. 6).

Es finden sich nur zwei Atrioventricular-Klappen, eine dorsale und eine ventrale (vergl. Amia und die anderen Knochenganoiden).

Es ist nicht ohne Interesse obige Angaben über Conus und Bulbus bei Butirinus mit denen von STANNIUS[1] zu vergleichen. STANNIUS spricht sich (pag. 12) folgendermaßen aus: »Der Bulbus arteriosus ist dünnwandig und bei seinem Ursprunge weit; äußere Muskelbelegung desselben wird vermisst. Bei Eröffnung des Bulbus sieht man in seine Höhle hinein das vorderste Ende des muskulösen Ventrikels einen schwachen Vorsprung bilden. Und in diesem Vorsprunge finden sich im Ganzen vier halbmondförmige Klappen in zwei über einander liegenden Reihen befestigt.« Diese Angaben muss ich in folgender Weise erklären: STANNIUS sagt, dass der Bulbus dünnwandig sei, während ich ihn dickwandig fand; ich kann aber hinzufügen, dass die dicke Muskelschicht desselben an meinem Exemplar, das uneröffnet viele Jahre in gewöhnlichem Museumsspiritus gelegen hatte, stark in Zerfall begriffen war; dasselbe ist offenbar und vielleicht in noch höherem Grade mit den STANNIUS'schen Exemplaren der Fall gewesen, so dass er nur die äußerste, resistentere, elastische Schicht gesehen hat. Hierdurch wird auch seine weitere Angabe, dass das vorderste Ende des Ventrikels einen schwachen Vorsprung in die Höhle des Bulbus bildet oder, wie STANNIUS es an einer anderen Stelle in derselben Abhandlung ausdrückt, in dieselbe frei hineinragt, leicht erklärt. Der schwache Vorsprung ist offenbar unser Conus, welcher also von dem genauen Forscher nicht übersehen ist; und, wenn nach Entfernung der ganzen Muskelschicht des Bulbus nur die elastische Schicht übrig geblieben, ragt wirklich der Conus gewissermaßen »frei« in die Bulbushöhle hinein. — Die zwei Klappenrudimente der hinteren Reihe hat STANNIUS übersehen, oder sie sind in seinen Exemplaren nicht vorhanden gewesen.

Bei Osteoglossum bicirrhosum[2] (vergl. Fig. 3) findet sich ein ähnlicher, jedoch noch ein bischen schwächerer Conus arteriosus wie bei Butirinus, dem Bulbus so wie dem Ventrikel gegenüber abgegrenzt[3]. Im Conus, welcher außen von einer ähnlichen Bindegewebsschicht wie bei Butirinus umhüllt wird, entspringt eine

[1] Bemerkungen über das Verhältnis der Ganoiden zu den Clupeïden, insbesondere zu Butirinus. Rostock 1846.

[2] Ein Clupeïde, wenn man — was ich mir hier erlaube — den Begriff »Clupeïden« auf einige kleine »Familien«, die von den Ichthyologen in die Nähe der Heringsfamilie gestellt werden, ausdehnt.

[3] Ein Medianschnitt durch das Herz zeigt, dass der Ventrikel oben, vor der Atrioventricular-Öffnung, unmittelbar an den Bulbus stößt; an dieser Stelle ist also die Länge des Conus = 0, oder der Ring, den der Conus bildet, ist an dieser Stelle unterbrochen. An derselben Stelle ist der Conus bei Butirinus etwas kürzer als unten (Fig. 6).

Querreihe von zwei Klappen wie gewöhnlich bei den Teleostiern: diese zwei Klappen heften sich außer im Conus auch an die Bulbuswand eben so wie die zwei vorderen Klappen des Butirinus-Conus, denen sie zweifelsohne homolog sind und denen sie auch in Form am meisten ähneln: hier ist somit eine weitere Reduktion des Klappenbesatzes eingetreten. Klappenfäden habe ich keine gesehen. — Der Bulbus bietet nur wenig Nennenswerthes dar: seine Muskelschicht ist dünner als bei Butirinus. — Es finden sich dieselben zwei Atrioventricular-Klappen wie bei diesem.

Bei dem Clupeïden Notopterus fand ich ähnliche Verhältnisse wie bei Osteoglossum. Auch hier ist der Conus als ein kurzes muskulöses Rohr zwischen Ventrikel und Bulbus ganz deutlich unterscheidbar. Es entspringen von der Conuswand nur zwei Klappen, die sich ziemlich weit in den Bulbus hinein erstrecken, sie sind länger als bei Osteoglossum, überhaupt denen der vorderen Reihe bei Butirinus ähnlicher als die von Osteoglossum es sind.

Beim Maifisch, Clupea alosa[1], ist die Reduktion des Conus noch weiter gegangen. Bei Butirinus ist die Innenfläche des Conus — dasselbe ist übrigens bei Amia etc. der Fall — mit einer recht dicken festen Bindegewebsschicht bedeckt, welche sich im Ventrikel nicht oder jedenfalls außerordentlich verdünnt findet. Bei Clupea ist der Conus auf diese Bindegewebsschicht reducirt: die Muskelschicht, die bisher immer die Hauptmasse der Conuswand bildete, ist hier ganz eingegangen: wir haben also hier einen Conus ohne Muskulatur. Der Conus bildet übrigens hier wie gewöhnlich einen Hals zwischen Ventrikel und Bulbus (vgl. Fig. 7), außen von losem Bindegewebe umhüllt: von ihm entspringen die zwei Klappen, die sich außer im Conus auch im Bulbus anheften[2]. Es sind sehr spärliche Klappenfäden vorhanden.

Von Clupeïden habe ich noch Chirocentrus dorab und Hyodon tergisus untersucht; beide Formen scheinen sich ähnlich wie Clupea zu verhalten: bestimmter darf ich mich nicht aussprechen, da die untersuchten Herzen nicht sehr gut konservirt waren.

Die anderen Knochenfische aus verschiedenen Gruppen

[1] Ich habe hiervon ein sehr großes Exemplar zur Untersuchung gehabt.

[2] Oben in der Medianlinie vor der Atrioventricular-Öffnung stößt der Ventrikel unmittelbar an den Bulbus (vergl. Osteoglossum). Der Abstand vom Hinterende des Bulbus zur vorderen Begrenzung der Atrioventricular-Öffnung ist bei Clupea ziemlich kurz.

(Esox, Salmo, Gadus, Xiphias[1] etc.), die ich auf die Conusfrage untersucht habe, schließen sich sämmtlich genau an Clupea. Gewöhnlich ist das hintere Ende des Bulbus — so wie beim abgebildeten Hechtherzen (Fig. 8) — eng an das vordere Ende des Ventrikels angelagert, die schmale Rinne ist dazu mehr oder weniger mit Bindegewebe gefüllt, so dass man bei einer Betrachtung von außen kaum einen Conus ahnt; immer ist er aber, wenn man genau nachsieht, als kurzer, halsförmiger, klappentragender Verbindungstheil zwischen Ventrikel und Bulbus vorhanden. Muskulatur fehlt immer. — Die Klappen sind kurze Taschenklappen; Klappenfäden sind entweder gar nicht oder nur spärlich vorhanden.

Das Resultat, zu welchem ich gelangte, dass der Conus arteriosus bei der großen Mehrzahl der Teleostier nur in rudimentärster Form vorhanden ist, steht in einem gewissen Gegensatz zu der Auffassung des Herzens der Knochenfische, zu welcher Gegenbaur in seiner bekannten Abhandlung »Zur vergleichenden Anatomie des Herzens«[2] gekommen war. Gegenbaur spricht sich dort folgendermaßen aus: »Bei den Teleostiern entspringt von der Kammer gleichfalls ein muskulöses Rohr, an dessen Ende halbmondförmige Klappen stehen. Dieses Rohr ist in der Regel viel kürzer als bei den Ganoiden und Selachiern, so dass man es einfach zur Kammer selbst gerechnet hat. Es kann aber auch eine ansehnliche Länge erreichen, so z. B. beim Hecht, wo es das Muskelrohr mancher Ganoiden und Selachier übertrifft. In allen äußeren und inneren Verhältnissen kommt es mit dem Bulbus arteriosus der Selachier überein, nur der Mangel der hinteren Klappen bildet eine Verschiedenheit. Man kann also sagen, dass bei Teleostiern wie bei Selachiern und Ganoiden die Kammer sich in ein muskulöses Rohr verlängert, das bei den ersteren in der Regel nur kurz, bei allen den letztgenannten Ordnungen länger gestreckt sich darstellt, bei beiden jedoch durch Taschenklappen gegen das daraus hervorgehende Arterienrohr sich abgrenzt. Bei den Selachiern und Ganoiden besitzt die Wandung dieses Rohres einen sehr verschiedenartigen Klappenbesatz, der

[1] Bei Xiphias findet sich in den Zwischenräumen zwischen den zwei großen gewöhnlichen Conusklappen je eine kleine supplementäre Taschenklappe. — Bei Salmo finde ich zwei ähnliche supplementäre Atrioventricularklappen.

[2] Jenaische Zeitschrift 2, 1866.

den Teleostiern abgeht.« Was Gegenbaur hier als Conus der Teleostier auffasst, muss ich nach der vorstehenden Untersuchung für einen Theil des eigentlichen Ventrikels[1] erklären. Dass Gegenbaur jene Deutung aufstellte, war damals vollkommen natürlich; denn er hatte nicht selbst Butirinus und wohl auch nicht andere Clupeïden mit deutlichem Conus untersucht und die damals vorliegenden Untersuchungen über solche waren in dieser Hinsicht ungenügend; und ohne diese Zwischenformen würde es kaum Jemandem gelingen, den Conus der Teleostier richtig zu erkennen. — Jener vordere Theil des Ventrikels der Teleostier, den wir also nicht Conus nennen dürfen, ist übrigens gar nicht vom übrigen Ventrikel gesondert und hat den gewöhnlichen spongiösen Ventrikelbau, was die Coni niemals haben.

Schließlich erlaube ich mir meine Auffassung des Conus der Fische[2] kurz zusammenzustellen:

Bei den Selachiern und Ganoiden (Dipnoi mitgerechnet) ist das Herz in drei Abschnitte, das Atrium, den Ventrikel und den Conus gesondert; letzterer stellt ein deutlich geschiedenes, selbständiges, röhrenförmiges, mit mehreren Querreihen von Klappen versehenes Endglied des Herzens vor; seine Wand ist mit einer dicken Schicht von quergestreiften Muskelzellen versehen.

Bei den Teleostiern ist der Conus in der Regel vollkommen rudimentär, ohne Muskelschicht, trägt nur eine Querreihe von Klappen, der vordersten Reihe der Ganoiden homolog. Nur bei einigen (nicht allen) Clupeïden ist der Conus noch mit Muskulatur — natürlich quergestreifter — versehen, ist aber auch bei diesen als rudimentär zu bezeichnen; nur bei einem einzelnen Clupeïden, Butirinus, entspringen vom Conus zwei Querreihen von Klappen.

Im Baue des Herzens bilden Amia einerseits, Butirinus andererseits die schönsten Verbindungsglieder zwischen den Ganoiden und den Knochenfischen.

Kopenhagen, 8. März 1880.

---

[1] Ich werde vorschlagen, dass man den Conus arteriosus nicht als eine Abtheilung des Ventrikels sondern als eine Herz-Abtheilung bezeichne; was ich oben »eigentlichen Ventrikel« nenne, wird dann einfach »Ventrikel« heißen. Die Präcision wird dadurch entschieden gewinnen, und es ist vielleicht auch an und für sich das Richtige.

[2] Über die Cyclostomen weiß ich in dieser Beziehung nichts.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Conus und Bulbus arteriosus von Amia calva in der Medianlinie unten aufgeschnitten und ausgebreitet. *ve* der vorderste Theil des Ventrikels, *co* Conus, *bu* Bulbus, *t* Truncus arteriosus, *oav* vorderster Theil der Atrioventricular-Öffnung. Die zwei kleineren Klappen der vordersten Reihe sind schmale hohe Leisten, was in der Figur aus verschiedenen Gründen nur unvollkommen ausgedrückt werden konnte. Diese so wie die folgenden Figuren sind gewissermaßen nur Skizzen.

Fig. 2. Conus und Bulbus von Butirinus (Albula) conorhynchus, in der Medianlinie unten aufgeschnitten und ausgebreitet. *bi* Bindegewebe, die anderen Bezeichnungen wie in Fig. 1. Die Falten an der Innenfläche des Bulbus sind weggelassen.

Fig. 3. Conus und Bulbus von Osteoglossum bicirrhosum, unten in der Medianlinie aufgeschnitten und ausgebreitet.

Fig. 4. Herz von Butirinus von unten gesehen. *sv* Sinus venosus, *at* Atrium.

Fig. 5. Dasselbe, ohne Atrium, von der linken Seite. *bi* bindegewebiger Gürtel.

Fig. 6. Medianschnitt durch den Ventrikel und Conus von Butirinus. Bezeichnungen wie vorhin.

Fig. 7. Horizontalschnitt durch den Conus etc. von Clupea alosa. *kl* durchgeschnittene Klappe, ist ebenso wie der Conus (*co*) zu dick gezeichnet.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den Ventrikel, Conus und Bulbus von Esox lucius.

Fig. 1.

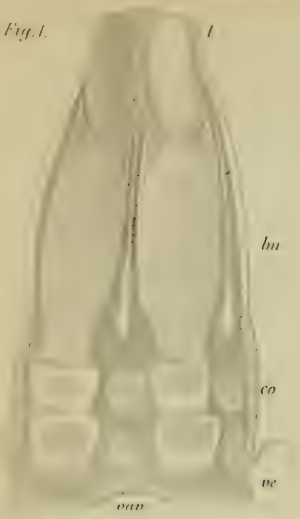


Fig. 2

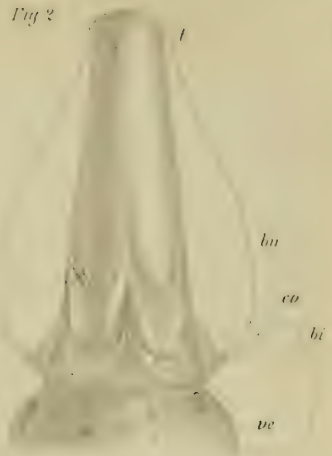


Fig. 4.

Fig. 5

Fig. 3.

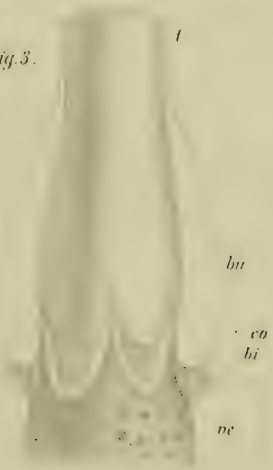


Fig. 8.

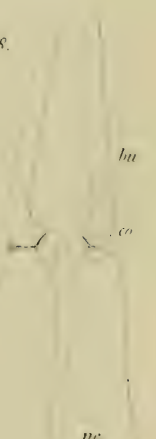


Fig. 6

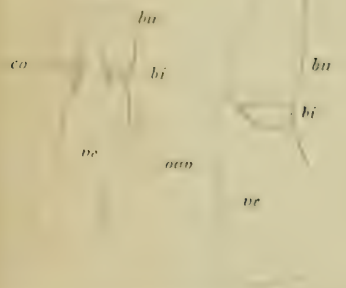
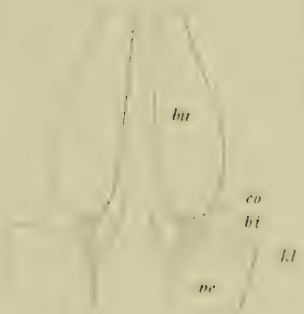


Fig. 7.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Das gegenseitige Verhältnis der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns.

Von

Oberstabsarzt Dr. H. Rabl-Rückhard,
Custos am anatomischen Museum zu Berlin.

Mit Tafel XXVII u. XXVIII.

Wie es scheint verdanken wir Leydig[1] die ersten näheren Angaben über das vordere Ende der Chorda dorsalis bei Haifischembryonen. — Er glaubte gefunden zu haben, dass dieselbe bei einem jungen, 7‴ langen Acanthiasembryo mit einem dicken gekrümmten Knopf, der nach vorn einen kurzen zapfenartigen Fortsatz hatte, unter dem Zwischenhirn endete. — An Früchten von 1″ Länge fand er dagegen die Chorda nach vorn bis zur Schädelbasis reichend, »wo sie etwas nach unten gekrümmt zugespitzt endet«. — Leider giebt die seinem Aufsatz beigefügte Figur 9 *a* der Tafel III, da sie den Kopf von oben gesehen darstellt, keinen Aufschluss darüber, wie diese Krümmung beschaffen ist. — Dasselbe gilt von der Figur 9 *b*, welche die Chorda bei einem Embryo von 2″ Länge darstellt. Hier soll ihre nach abwärts gebogene Spitze wie obliterirt sein.

Deutlichere Angaben verdanken wir Wilhelm Müller[2]. Nach ihm erhob sich in der Basis des mittleren Schädelbalkens die Chorda bei Acanthiasembryonen von 25—30 mm Länge auf eine kurze Strecke »und machte hierauf unter beträchtlicher Vorschmälerung eine scharfe Biegung nach abwärts, so dass ihr 0,25 langes

[1] Beiträge zur mikroskop. Anatomie u. Entwicklungsgesch. der Rochen und Haie, 1852, pag. 98.

[2] Über Entwicklung und Bau der Hypophysis u. des Processus infundibuli cerebri (Jenaische Zeitschr. für Medicin u. Naturwiss. B. VI, pag. 361).

Ende an die Schlundfläche des eigentlichen Stranges zu liegen kam. Bei 10 cm langen Embryonen von Mustelus vulgaris dagegen verließ die Chorda an der Basis des Clivus mit einer leichten Biegung nach oben (d. h. mit der Convexität nach oben) den Schädelknorpel und kam allmählich ganz innerhalb der tiefsten Schichten des Perichondrium zu liegen, welches den Clivus überzog, eine leichte Hervorragung desselben bedingend. Sie verlief unter allmählicher Verschmälerung um die Spitze des Clivus herum, um an der vorderen Fläche der Sattellehne mit kurzer, nach abwärts gebogener 0,06 mm dicker Spitze zu endigen. GEGENBAUR[1] macht damit übereinstimmende Angaben. Nach ihm durchzieht den basalen Theil des Craniums die Chorda dorsalis, welche von dichteren Zellenmassen umschlossen wird und mit ihrem dünnen ausgezogenen Ende einen ventralwärts gekrümmten Haken (Taf. XXI Fig. 4 *ch*) bildet«. Er fand dieses Verhalten bei 15—35 cm langen Embryonen von Acanthias. Die Hypophysis ist an dem abgebildeten Kopf nicht erkennbar. — Er erwähnt ferner (pag. 122), dass er in einigen Fällen das aus dem Knorpel der Sattellehne hervortretende freie Ende der Chorda über die Kante der Sattellehne nach vorn umgebogen, aber immer noch unter dem Perichondrium verlaufen sah. So einmal bei einem 24 cm langen Embryo von Acanthias. An 4 anderen gelang es ihm nicht, ein gleiches Verhältnis zu finden. In ähnlicher Weise wie MÜLLER und GEGENBAUR stellt endlich BALFOUR[2] die Sache dar: An einem Embryo kurz vor Auftreten der äußeren Kiemen bildet er das vordere Chordaende in Form eines kurzen, stark gekrümmten Hakens ab. In dem späteren Theil seiner Arbeit[3] beschreibt er bei einem lebenden und durchsichtigen Pristiurusembryo das Verhalten der Chorda in der Weise, dass er sagt, ihr vorderes Ende sei nicht zu erkennen, es konnte nur in eine Masse des Mesoblast an der Basis des Hirns verfolgt werden, welches dort Epiblast vom Hypoblast trennt. Seine Figuren *G*, *H* und *I* der Pl. XXIV stellen das vordere Ende der Chorda als mäßig und zwar schon von der Gegend der Ohrbläschen allmählich sich ventralwärts krümmend dar, zeigen

---

[1] Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft: Das Kopfskelett der Selachier etc. pag. 26, 27.

[2] A preliminary account of the development of the Elasmobranch fishes. (Quarterly Journal of microscop. science. Oct. 1874, pag. des Separatabdrucks, Pl. XV, Fig. 14.)

[3] The development of Elasmobranch Fishes. (The Journal of Anatomy and Physiology Vol. X, part III, April 1876, pag. 559.)

also statt der mehr oder weniger plötzlichen Knickung einen sanft bogenförmigen Verlauf desselben.

Neuerdings beschreibt Reichert[1] einen in absolutem Alkohol entwässerten und in Kanadabalsam in toto eingebetteten Acanthiasembryo. »Hier zieht die Wirbelsaite unter Abnahme ihres Umfanges, völlig geradlinig bis zu der Stelle der Basis cranii vorwärts, wo, von vorn gerechnet, die zweite Faltung (?) der Vierhügelblase sich befindet; hier biegt sie ventralwärts ab und setzt dann die Richtung zur »Stirnwand« hin unter verstärkter Abnahme an Dicke geradlinig fort, etwa bis zum vorderen Rande der Wurzel des ersten Visceralbogens.« Vorn endet sie einfach abgerundet. Somit erscheint Reichert's Darstellung zunächst als eine Bestätigung derjenigen Beobachtungen Müller's, Gegenbaur's und Balfour's, welche sich auf eine mehr oder weniger scharfe und plötzliche Knickung des vorderen Endes der Haifischchorda beziehen. — In einem wesentlichen Punkte dagegen geht er weiter als jene Forscher. — Reichert hält in Betreff der Endigung der Chorda dorsalis in dem Standpunkt fest, den sein Schüler August Bidder im Jahre 1846 vertrat. Er zieht daher aus der Deutung des optischen Bildes, welche er dem oben bezeichneten Präparat unterlegt, den Schluss, dass die Rückensaite beim Haifisch (Acanthias vulgaris) wie beim Frosch bis zur vorderen Begrenzung der eigentlichen Basis der Hirnschale an der gewölbten und niedergebeugten »Stirnwand« vordringe und einfach abgerundet endige. — Als »Stirnwand« aber bezeichnet er den vorderen Abschluss der Hirnschale, wo die Basis Cranii, unter Bildung eines ventralwärts konvexen Bogens in die gewölbte vordere Begrenzung des Schädels übergeht. Es ist, mit anderen Worten[2], die vordere Wand des über das vordere Ende der Chorda vorspringenden Schlussstücks der Rückenröhre, welches bei der Gesichtskopfbeuge ventralwärts sich umbeugt. — Reichert giebt ferner an, dass während der Bildung der Gesichtskopfbeuge beim Haifisch die zuvor in unmittelbarem Kontakt liegenden ventralwärts gebeugten basilaren Abschnitte der Gehirnröhren und der Schädelkapsel sich von einander entfernen und einen stumpfwinkligen Zwischenraum bilden, der von einem Fortsatz der dorsalen Wand der Chordascheide ausgefüllt werde. Er nennt denselben Processus

[1] Über das vordere Ende der Chorda dorsalis bei frühzeitigen Haifisch-Embryonen (Acanthias vulgaris). Abhandl. d. königl. Akademie d. Wissensch. z. Berlin 1877.

[2] pag. 103.

sellae turcicae und behauptet, dass dort »später die weichere Füllungsmasse der letzteren, nämlich die Hypophysis cerebri und die Sinus cavernosi einschließlich der dura mater sich ausbilden«. — Wir müssen offenbar bei dieser Darstellung Reichert's zwei Dinge von einander gesondert halten, obgleich er dieselben in gegenseitige Beziehungen bringt; nämlich erstens die Angabe, dass die Chorda dorsalis bei Haifischembryonen in einem gewissen Stadium bis an die Stirnwand reicht, zweitens, dass die Hypophysis nicht vor, sondern über dem umgebogenen Ende der Chorda in dem von ihm als Processus sellae turcicae bezeichneten mit embryonalem Bindegewebe ausgefüllten Zwischenraum des gebeugten und nicht gebeugten Hirnabschnittes entstehe, dass sie also nicht bloß bis an die Sattellehne, sondern bis an die Stelle reiche, wo bei höheren Wirbelthieren der Sattelknopf liege (pag. 105), mit anderen Worten, dass sie die ganze Länge derjenigen Region durchsetze, die man am entwickelten Schädel als Basis cranii bezeichnet.

Was ersteren Punkt anbelangt, so will ich zunächst auf ihn nicht eingehen. Mein Augenmerk richtete sich auf die zweite Angabe. Ich hatte seit längerer Zeit die Entwicklung des Hirns der Haifische ins Auge gefasst, und es war unvermeidlich, dass ich bei Durchmusterung meiner Präparate auch auf gegenseitiges Verhalten und Lage der Hypophysis und Chorda aufmerksam wurde. — Andererseits war es zweifellos, dass in diesem Punkte Reichert sich in entschiedenen Gegensatz zu den übrigen Forschern auf diesem Gebiete, namentlich zu Wilhelm Müller und Balfour stellte. — Ersterer bildet l. c. auf Taf. IX, Fig. 5 einen sagittalen (dorsoventralen) Längsschnitt des Gehirns eines 30 mm langen Embryos von Acanthias vulgaris ab. Ein einfacher Vergleich lässt den, wie wir übrigens unten sehen werden, völlig begründeten Schluss zu, dass der Processus sellae turcicae Reichert's mit dem »mittleren Schädelbalken« der Müller'schen Figur identisch ist. Dieselbe Figur (Müller's) zeigt aber die Hypophysenanlage nicht etwa im Bereich jenes Fortsatzes, sondern viel weiter nach vorn als ein langes schlauchförmiges von hinten nach vorn ziehendes und zugespitzt endendes Gebilde, und hinter deren hinterem Ende das vordere, nunmehr scharf hakenförmig gekrümmte Ende der Chorda. — Derselbe Gegensatz besteht zwischen Reichert's und Balfour's Darstellung. Letzterer, auf dessen Arbeiten in dem Reichert'schen Aufsatz kein Bezug genommen wird, liefert in seiner neuerdings als

besonderes Werk erschienenen Monographie[1], die nur ein Gesammtabdruck bereits früher veröffentlichter Einzelaufsätze ist, eine Anzahl Abbildungen (z. B. Pl. XIV Fig. 16 *b*, Pl. XV Fig. 1 *a*, 5, 7 *a*, 7 *b*) und Beschreibungen, die nur den Schluss gestatten, dass auch er die Anlage der Hypophysis ganz im Sinne der Darstellung W. Müller's gefunden hat: hätten diese beiden Forscher Recht, so wäre damit freilich die Auffassung Reichert's in Betreff des Orts der Entwicklung der Hypophysis widerlegt. — Sein Irrthum bestände dann darin, dass er bei seinem Haifischembryo eine Gegend als die der Sella turcica ansah, welche hinter der wirklichen, später bleibenden und durch die Lage der Hypophysis in ihr als solcher gekennzeichneten wirklichen Sella liegt. — Es fragt sich aber, ob damit auch seine Anschauung über die Endigung der Chorda an der Stirnwand fiele. Dies ist meines Erachtens zu verneinen, denn es liegt auf der Hand, dass, wenn sich thatsächlich auch die Hypophysis beim Dornhai an einer andern Stelle entwickelte, als es Reichert auf Grund seines Präparates annahm, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass die Chorda in einem der Entwicklung der Hypophysis vorangehenden Stadium bis an die zeitweilige vordere Begrenzung, das Schlussstück der primitiven Hirnanlage, reicht. Nur müsste man dann entweder annehmen, dass der vorderste Theil der Basis Cranii, in welchem später die Hypophysis liegt, die Sella turcica, erst später *vor* der ursprünglich die vordere Begrenzung des Schädels erreichenden Chordaspitze entstehe, und also ein *praechordales* Gebilde sei, oder dass die Chorda sich allmählich zurückziehe (verkümmere) und in dem so von ihr frei gewordenen Abschnitt der Basis die Hypophysis nachträglich entstehe beziehentlich zu liegen komme.

Ehe diese beiden Möglichkeiten gegen einander abgewogen werden, ist aber zuerst eine Sicherstellung der Frage nöthig: wo entsteht die Hypophysis bei Haifischembryonen? — Ein ausnehmend glücklicher Zufall spielte mir im Sommer 1879 unter einer Anzahl aus Helgoland bezogener gut gehärteter Acanthiasembryonen ein Exemplar in die Hände, das völlig dem von Reichert beobachteten und abgebildeten Entwicklungsstadium und somit demjenigen glich, welches Balfour auf Pl. VII seines Werkes mit *K* bezeichnet darstellt. Ich unterlasse es daher eine Abbildung oder Beschreibung des intakten Embryo zu geben. — Zunächst versuchte ich, ob das von Rei-

[1] A monograph on the development of elasmobranch fishes, London 1878.

CHERT anempfohlene Verfahren, den Embryo im Ganzen durch Kanadabalsam durchsichtig zu machen und so einer mikroskopischen Analyse zu unterwerfen, mich weiter als diesen führen würde. Leider fand ich indess, dass es dabei unmöglich ist, sich genügende Klarheit zu schaffen, und dass die verschiedenen sich deckenden und störenden Tiefenbilder eine ziemlich willkürliche Deutung gestatten. Ich entschloss mich daher, das bewährte Schnittverfahren, dem wir auch sonst in der Embryologie so wichtige Aufschlüsse verdanken, auch hier in Anwendung zu bringen. Fig. 1 stellt einen auf diese Weise gewonnenen dorsoventralen Längsschnitt des Kopfes dar, welcher so glücklich geführt ist, dass er die Chorda dorsalis in ihrem ganzen Verlauf völlig klar und zweifellos erkennen lässt. Von den beiden Nummern der Schnittreihe, zwischen welche der abgebildete Schnitt fällt, zeigt nur der eine noch den hinteren dickeren Theil der Chorda getroffen, der vordere umgebogene Theil ist lediglich in die Schnittfläche der abgebildeten Nummer gefallen. — Es ist somit jeder Irrthum in der topographischen Orientirung bei der Deutung ausgeschlossen, wir haben einen möglichst genauen dorsoventralen Längsschnitt durch die Medianebene vor uns. — Die Chorda dorsalis (Fig. 1 *ch*) steigt fast geradlinig zur Schädelbasis empor. Hier biegt sie plötzlich unter einem Winkel, der etwas mehr als einen rechten beträgt, nach vorn um. Die Dicke der Chorda dicht vor der Umbiegungsstelle beträgt 0,058 mm, die Länge des umgebogenen Theils, von der Konkavität des Umbiegungswinkels an gemessen, 0,176 mm. — Das umgebogene Stück verläuft nicht geradlinig, sondern zeigt eine ganz leicht nach oben gewendete Konkavität, während die abgerundete, mäßig sich verjüngende Spitze abermals eine kurze, nur 0,029 mm lange Umbiegung nach unten macht. — Der Kopftheil des Medullarrohrs macht, ganz wie dies bereits BALFOUR und REICHERT beschrieben haben, eine plötzliche ventrale Biegung dergestalt, dass das vorderste Hirnbläschen gegen den weiter nach hinten gelegenen Abschnitt wie geknickt erscheint. Dem Scheitel dieser spitzwinkligen »Gesichtskopfbeuge« entspricht eine bedeutende Verengerung des Medullarrohrs, die dadurch noch gesteigert wird, dass die dorsale Wand desselben an dem Übergang des ersten Hirnbläschens ins zweite etwas eingebogen ist. Was die genauere Art der Krümmung der ventralen Wand betrifft, so giebt die Betrachtung der Fig. 1 eine bessere Vorstellung davon, als eine umständliche Beschreibung. Die dreieckige Lücke, welche so zwischen Chorda einer-, Medullarwand andererseits entsteht, und deren Grundfläche

durch die Chorda gebildet wird (Fig. 1 *tr*), ist nun von einem Gewebe erfüllt, welches den Charakter des embryonalen Bindegewebes trägt. Auch ventralwärts ist die Chorda von gleichem Gewebe umgeben; demnächst folgt abermals eine Lücke bis zu dem Epithel der Schlundhöhlenanlage, durch die sich zwei dünne Gewebsstränge ausspannen. Möglicherweise handelt es sich um einen in der Anlage begriffenen Blutraum, vielleicht auch um ein durch ungleichmäßige Schrumpfung bedingtes Artefakt, indem sich das Epithel der Mundhöhle von der ventralen Fläche des Chordaüberzugs abgehoben hat. Die Dicke der Hirnwandungen ist nicht gleichmäßig an allen Stellen, sie erscheint an der Übergangsstelle des Vorder- (Zwischen-) Hirns (*vh*) in das Mittelhirn (*mh*) am größten, über der Gegend des vierten Ventrikels (Nachhirn *nh*) stark verdünnt. An der Spitze der ventralen Knickung (der Gesichtskopfbeuge) maß sie 0,032 mm. — Die größte Längsausdehnung des Kopfes, in der senkrechten Medianebene, entsprechend einer vom hervorragendsten hinteren Theil des Mittelhirns parallel dem umgeknickten Chordaende zur vorderen Begegnung des Vorderhirns gezogenen Linie, beträgt 1,16 mm. Vergleichen wir nun mit dem Gefundenen die Darstellung Reichert's, so ist die Übereinstimmung in allen wesentlichen Dingen augenfällig. Nur fehlen meinem Präparate die eigenthümlichen Falten dicht vor dem Scheitel des Reichert'schen Processus sellae turcicae (Fig. 2, S 1. c.), die er als »durch Ablösung organologischer Anlagen von einander entstandenen Lücken im Präparat« bezeichnet. Wie wir weiter unten sehen werden, findet sich von diesen Falten auch in späteren Entwicklungsstadien nichts und wir können sie daher wohl als vielleicht durch Schrumpfung des Präparats künstlich entstandene Zufälligkeiten ansehen. Denkt man sich insonderheit die drei Nebenfalten, deren eine nach vorn, die beiden andern nach hinten gerichtet sind, weg, so würde das, was übrig bleibt, sich leicht mit meinem Befund in Einklang bringen lassen, zumal wenn man die großen Schwierigkeiten berücksichtigt, auf welche Reichert, wie er ausdrücklich hervorhebt, bei der Deutung seines Präparates stieß. Wenn nun thatsächlich, wie dies von Reichert angenommen wird, in jenem dreieckigen Raume oberhalb des umgebogenen Chordaendes später die Hypophysis entstände, müsste man den auch von Reichert gezogenen Schluss anerkennen, dass das vordere Ende der Chorda beim Acanthiasembryo zu einer gewissen Zeit nicht nur bis an die hintere Begrenzung des Türkensattels, die Sattellehne, sondern weiter nach vorn bis an dessen vordere Grenze, die Gegend des Sattelknopfes beim Menschen, reiche,

und somit durch die ganze Länge der Schädelbasis verlaufe (p. 105). — Es liegt auf der Hand, dass somit Alles auf die Beantwortung der Frage ankommt, wo sich die erste Anlage der Hypophysis zeigt. Gerade darin aber liegt die Lücke in der Beweisführung Reichert's. An dem von ihm beschriebenen Embryo war, wie es scheint, die erste Anlage der Hypophysis überhaupt noch nicht sichtbar, und aus der Darstellung geht nicht hervor, ob spätere Stadien der Entwicklung beobachtet wurden, wo die Hypophysis einen den Voraussetzungen Reichert's entsprechenden Sitz hatte. — Diese Lücke nun bin ich in der Lage durch die nachfolgende Darstellung, wie ich glaube, bis zur endgültigen Entscheidung der Frage auszufüllen. Kehren wir zur Betrachtung des in Fig. 1 abgebildeten dorsoventralen Längsschnittes zurück! — Unmittelbar vor dem vorderen Ende der Chorda bemerkt man ein annähernd lanzettförmiges, hohles Gebilde, dessen Spitze nach oben gerichtet ist, während die breitere Basis unmittelbar an die innere Begrenzung der Hautanlage stößt (Fig. 1 *h*). — Die letztere macht hier eine scheitelwärts gerichtete Einbiegung (*mb*), welche nach hinten von der bereits stark verdünnten »Rachenhaut« (*r*) begrenzt wird. Das eben erwähnte Gebilde zeigt glatte Wandungen und einen schmalen, schlitzförmigen Binnenraum, es steht in keinem Zusammenhang mit dem Hohlraum des ersten Gehirnbläschens, an dessen hintere Wand seine vordere unmittelbar anstößt. Auch mit der Einstülpung der Hautanlage, an deren Scheitel sie grenzt, vermochte ich keinen Zusammenhang zu erkennen, vielmehr war die innere Grenzlinie der letzteren überall deutlich dazwischen zu verfolgen, dasselbe gilt von dem Epithel der Mundhöhle, an dessen innere Begrenzung die hintere Wand sich anlegt. Dieses Gebilde nun ist, wie ich durch Vergleichung mit späteren Entwicklungsstadien zeigen werde, die erste Anlage der Hypophysis. Letztere entsteht somit bei Haifischembryonen genau an derselben Stelle wie dies für die übrigen Wirbelthiere von den meisten Forschern angenommen wird, nämlich vor dem vorderen Ende der Chorda dorsalis.

Keinen sichern Aufschluss giebt mein Präparat über die Art ihrer Entstehung. Handelt es sich, wie die Untersuchungen von Götte für Amphibien, von Mihalkowicz für Vögel und Säugethiere ergeben haben, auch bei unserem Objekte um eine Einstülpung der Hautanlage der Rachenhöhle, so ist entweder die Abschnürung schon vollzogen oder doch die Kommunikation zwischen Hypophysensäckchen

und Rachenhöhle an meinem Präparat nicht erkennbar[1]. Balfour in seinem oben genannten Werke[2] beschreibt die Entstehung der Hypophysis bei Selachiern ganz so wie dies später Mihalkowicz an Vögeln sah, auch er fand, dass das oberste Ende der Mundbucht (Mouthinvolution) erst gegen das Ende des Entwicklungsstadiums *K*, welches dem von mir untersuchten entspricht, sich vom Rest merklich abschnürt und so die erste Anlage der Hypophysis bildet. Seine Abbildungen nach Embryonen von Pristiurus (Pl. XIV, 9 *a*, 12, 16 *a*) weichen indess in Einzelheiten von dem ab, was ich nach einem Acanthiasembryo wiedergebe, namentlich fehlt bei letzterem in diesem Stadium noch die Ausstülpung zwischen erstem und zweitem Hirnbläschen (Zwischenhirn und Mittelhirn), aus der sich die Glandula pinealis bei jener entwickelt. Immerhin besteht aber eine erfreuliche Übereinstimmung in allen wesentlichen Punkten, wie namentlich ein Vergleich seiner Figur 9 *a* mit der meinigen ergiebt. — Dies gilt auch von dem Verhalten des vorderen Chordaendes, nur muss man berücksichtigen, dass Balfour die fraglichen Figuren bei einer zu geringen Vergrößerung und zu schematisch zeichnete, so dass die von mir gefundenen Einzelheiten nicht erkennbar sind. — Jedenfalls geht aus Balfour's und meinen Befunden mit Sicherheit hervor, dass die erste Anlage der Hypophysis sich nicht in dem o b e r h a l b der »Chordakrücke« wie ich das vordere umgebogene Ende der Chorda nennen möchte, gelegenen, von Reichert als Processus sellae turcicae bezeichneten, von embryonalem Bindegewebe ausgefüllten dreieckigen Raum zeigt, der sich an der Stelle der Gesichtskopfbeuge zwischen den gebeugten vorderen und nicht gebeugten übrigen Abschnitt der Hirnlage schiebt, sondern v o r dem vordersten Ende der Chorda auftritt.

Ergebnisse, die an einem einzigen anatomischen Präparat gewonnen wurden, sind immer mit Vorsicht aufzunehmen. Ich habe mich daher nicht begnügt, die gegenseitige Lage der in Frage kommenden Theile an dem oben beschriebenen Exemplar von Acan-

[1] Dass die Hypophysis bei Vögeln, ganz wie Mihalkowicz, Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen u. d. höheren Thiere 2. Aufl., pag. 527) und neuerdings Seessel (Zur Entwicklungsgesch. d. Vorderdarms, Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1877 anat. Abth. pag. 464) aus der Abschnürung einer Einbuchtung der Rachen- Schlund-Haut entsteht, lässt sich unter Zuhilfenahme sagittaler Schnittserien so zweifellos nachweisen, dass ein Widerspruch gegen diese Thatsache meines Erachtens sich nicht mehr aufrecht erhalten lässt.

[2] l. c. pag. 189 f.

thias festzustellen, sondern spätere Entwicklungsstadien in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen. Zunächst stand mir ein älterer Embryo zur Verfügung. Seine Länge ließ sich nicht feststellen, weil er wohl durch das Härtungsmittel in sich zusammengekrümmt, einen Halbbogen beschrieb. Die Sehne dieses Bogens, vom Scheitel des Embryo bis zur Schwanzspitze gemessen, betrug 12 mm. Der Kopf von der Schnauzenspitze bis zum Hinterhaupt (1. Ventrikel) in der Höhe der Linsenmitte gemessen, hatte eine Länge von 2,24 mm. Fig. 2 stellt den vorderen Abschnitt dieses Embryo dar, wie er bei koncentrirter auffallender Beleuchtung unter etwa $12^1/_2$facher Lupenvergrößerung erscheint. Man erkennt bereits die Linsenanlage des Auges, die noch vorhandene fötale Augenspalte, so wie die Geruchsgruben, während die Gehörgruben geschlossen erscheinen. Im Ganzen sind 8 Kiemenbögen sichtbar, die von vorn nach hinten allmählich an Größe abnehmen und von denen die hintersten drei, ohne durch Kiemenspalten getrennt zu sein, eine einzige von zwei Furchen durchsetzte Erhabenheit darstellen. Der vorderste, stärkste (mandibular arch Balfour, »Kieferspange« cf. Parker und Bettany, Die Morphologie des Schädels, übers. von Vetter pag. 19) besitzt in seiner Wurzel einen rechtwinkligen Vorsprung (*mp*), der die Anlage des Spritzlochknorpels (Metapterygoid) entsprechen dürfte[1]. Er entbehrt der Kiemensprossen, während der zweite, dritte und vierte Bogen eine beschränkte Anzahl derselben (*k*) tragen. Erwähnen will ich beiläufig, dass an einem andern, jüngern Embryo, der mir leider verloren ging, ehe ich ihn in Schnitte zerlegen konnte, die allerersten Kiemen, ungefähr in der Mitte des hinteren Randes des zweiten Kiemenbogens, als winzige Wärzchen im Hervorsprossen begriffen waren. Der zweite Kiemenbogen (Hyoidbogen, Parker) lässt an seiner Wurzel ebenfalls einen nach der ersten Kiemenspalte gerichteten Fortsatz erkennen (Hyomandibulartheil?), einen kleineren ähnlichen zeigt der dritte Kiemenbogen. Oberhalb der Basis sämmtlicher Kiemenbögen vom vierten Kiemenbogen an liegen rundliche Vorsprünge, wohl die Pharyngobranchialknorpelanlagen[2] (*p*).

An der Hirnanlage fällt die vorgeschrittene Gliederung der einzelnen Abschnitte und die dünne Bedeckung des vierten Ventrikels

[1] cf. Parker u. Bettany etc. pag. 21.

[2] Parker l. c. pag. 26.

(*nh*) auf, dessen Seitenränder knopfförmige Ausbuchtungen (Plexus chorioidei?) erkennen lassen.

Auch den Kopf dieses Embryo habe ich in eine Schnittserie zerlegt, die Schnittrichtung aber so gewählt, dass sie einer auf der Längsrichtung des Embryo senkrechten Ebene parallel lief, und somit den Kopf in seiner ganzen Länge horizontal traf. Da an dem zuerst beschriebenen Embryo das umgebogene Stück der Chorda mit dem übrigen Theil derselben einen ungefähr rechten Winkel bildete, konnte ich voraussetzen, dass ich auch hier dieses Stück in seiner größten Längsausdehnung durchschneiden würde, und dass dann namentlich die gegenseitige Lage von Hypophysis und Chorda deutlich zu Tage treten würde. — Fig. 3 stellt den ersten Schnitt (No. 12 der Reihe) von oben gerechnet dar, auf dem die Chorda dorsalis getroffen wird. Dieselbe (*ch*) erscheint im Durchschnitt als ein länglicher mit der sich verschmälernden Spitze nach vorn gerichteter Zapfen, der nach hinten dicht an die Hirnanlage (Gegend des vierten Ventrikels, drittes Hirnbläschen Reichert, Nachhirn) stößt, während er nach vorn durch einen ansehnlichen Zwischenraum von der Anlage des Vorderhirns (*vh*) getrennt ist. Die Chorda liegt in einem Gewebe eingebettet, das den Charakter des embryonalen Bindegewebes trägt, und, sich zwischen die beiden in den Schnitt gefallenen Hirnabschnitte schiebend, den mittleren Schädelbalken (*tr*) darstellt. Zu beiden Seiten der Chorda wird dasselbe von je einem, von vorn nach hinten verlaufendem, im Längsschnitt getroffenem Blutgefäß durchsetzt. — Die Deutung des vor dem mittleren Schädelbalken gelegenen Hirnabschnitts ist nicht so sicher, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte, namentlich bin ich mir zweifelhaft, ob die rundliche vordere Hervorknospung etwa das noch in seiner ursprünglichen Anlage nicht getrennte Großhirn ist. Ich glaube, dass es sich noch um einen Abschnitt des ersten Hirnbläschens (Zwischenhirn Reichert, primäres Vorderhirn aut.) handelt, da ich erst bei bedeutend tiefer gefallenen Schnittnummern (Nr. 17) auf eine Hirnanlage stoße (Fig. 5), die allein die Deutung als Großhirn zulässt. Überhaupt sind die im Durchschnitt erscheinenden Windungen, namentlich auf Fig. 4 und 5, sehr viel verwickelter als man nach der einfachen Grundanlage des Hirns erwarten sollte. Vielleicht liegt die Ursache darin, dass manche dieser Windungen die erste Anlage des Epithels der Plexus chorioidei darstellen, die mit den eigentlichen nervösen Wandungen des späteren Hirns genetisch identisch erscheinen.

Wie dem auch immer sein mag, so viel ist sicher, dass vor der Chorda sich ein sehr ansehnliches, in der Medianlinie 224 μ breites chordafreies Stück des mittleren Schädelbalkens findet. Vergleicht man damit den geringen Zwischenraum, der auf Fig. 1 das vordere Chordaende von der Hirnwand scheidet, so sieht man sich zu dem Schluss genöthigt, dass entweder die Chorda sich verkürzt, oder der mittlere Schädelbalken in seinem prächordalen Theil bedeutend vergrößert habe. Es könnte auch Beides gleichzeitig der Fall sein. Immerhin fehlt jede Spur einer schon jetzt beginnenden Rückbildung des vorderen Chordaendes, wie wir solche z. B. an einem, die frühere Richtung des atrophirten Chordaendes andeutendem, Zellstrang bei Hühnerembryonen vom 4.—5. Tage kennen, auch spricht der Vergleich der Messung zwischen der Länge der umgebogenen Chordaspitze auf Fig. 1 und dem Durchschnitt derselben Spitze in Fig. 3 nicht für eine Abnahme dieser. — Ich brauche nämlich wohl kaum darauf aufmerksam zu machen, dass es die ganze umgebogene Chordaspitze ist, welche auf Fig. 3 in den Schnitt fiel. Schon der nächstfolgende, wie auch der auf Fig. 4 abgebildete Schnitt (Nr. 14) lassen an Stelle des länglichen Zapfens zwei Kreisfiguren, eine größere und unregelmäßige[1] hintere (*ch'*) und eine durch einen Zwischenraum von 160 μ davon getrennte viel kleinere vordere (*ch''*) erkennen. Erstere entspricht dem im Querschnitt getroffenen Chordastamm hinter der Umbiegungsstelle, letztere dem ebenfalls querdurchschnittenen kurzen ganz vorn gelegenen Haken (cf. Fig. 1 *ch''*). — Auch bei diesem Schnitt liegt vor jenem vordersten hakenförmigem Ende der Chorda noch ein erheblicher 208 μ langer Abschnitt des aus embryonalem Bindegewebe bestehenden Gerüstes (*tr*), welches, sich nach vorn fortsetzend, die Kapsel für die dort gelegenen Hirntheile, beziehungsweise Sinneswerkzeuge, vorerst die Augen (*o*), bildet, während es nach hinten zu ein Gleiches für das Hinterhirn und die bereits nach außen abgeschlossenen Gehörsanlagen leistet. Zu beiden Seiten der schmalen Verbindungsbrücke zwischen diesem vorderem und hinterem Schädelabschnitt, Ethmoidal-Orbital-Region einerseits, Labyrinth-Occipital-Region andererseits (Gegenbaur), in welcher die Chorda liegt, zeigt sich je ein leicht gekrümmtes, mit der

[1] Ich habe absichtlich die Schnitte genau so dargestellt, wie sie in Wirklichkeit erscheinen, d. h. mit allen Unsymmetrien und Unregelmäßigkeiten, welche theils die nicht völlig horizontale Schnittrichtung, theils die starke Schrumpfung durch das erhärtende Reagens (Acid. chromic.) bedingen. — Daher auch die verzerrten Querschnitte der Chorda.

Konkavität nach außen gerichtetes, von vorn nach hinten verlaufendes Lumen (*g*). An dieses schließt sich noch weiter nach außen je eine unregelmäßige buchtige mehr rundliche Lücke (*l*), welche von den medial gelegenen nur durch einen schmalen Gewebssaum geschieden ist. Auf die Deutung der Hohlräume, welchen diese Durchschnitte entsprechen, möchte ich bei dem unzureichenden Material nicht näher eingehen, zumal dieselben für die vorliegende Frage ohne Bedeutung sind. Mit wenigen Worten muss ich noch des Nervensystems und der Sinnesorgane gedenken, wie sie auf Fig. 4 (Schnitt 14) erscheinen: Das Zwischenhirn (erste Hirnbläschen *vh*) zeigt an jeder Seite zwei hinter einander liegende Einbuchtungen. Das Hinterhirn (drittes Hirnbläschen *nh*) lässt eine tiefe mediane Spalte und ein sehr dünnes häutiges Dach erkennen. Vor ihm liegen beiderseits rundliche Ballen eines noch nicht differenzirten Zellmaterials (*g*), die jedenfalls dem Nervensystem angehören und zur Ohranlage in Beziehung stehen. — Das rechte Auge ist so getroffen, dass man die stark faltige Einstülpung der primären Augenblase so wie die bereits abgeschnürte, einen Hohlraum zeigende Linse deutlich erkennen kann. Der nächstfolgende abgebildete Schnitt Nr. 17 (Fig. 5) zeigt wesentlich andere Verhältnisse. Die Chordaspitze ist noch als kleine Kreisfigur erkennbar, der Stamm der Chorda ist quer getroffen und liegt etwas nach links verzerrt, was schon in Fig 4 hervortrat. — Der breite prächordale Theil des mittleren Schädelbalkens (*br*) ist auf eine schmale Brücke reducirt, die, vor dem Querschnitt der Chordaspitze gelegen, diese von der Hirnanlage trennt. Zwischen beide hat sich aber ein Gebilde geschoben, das bereits auf Schnitt 16 sichtbar wurde. — Es besteht aus einem Ringe, dessen Wände von vorn nach hinten zusammengedrückt sind, und so einen länglich rundlichen, mit der langen Achse quer gestellten Hohlraum zwischen sich lassen (*h*). Die vordere Wand des Ringes ist fast ganz flach, die hintere hingegen nach vorn konkav. Von den übrigen Gebilden, die dieser Querschnitt zeigt, erregt nur die vordere Hirnabtheilung unseren Antheil. Wir sehen, dass sich das Zwischenhirn nach hinten in einen länglich viereckigen Fortsatz verlängert (*c*), der sich nach den beiden Seiten durch dicke, gegenüber dem beschriebenen Ring durch eine sogar wulstige Wandung absetzt. Die eigenthümliche, mit der Spitze nach hinten gerichtete vordere Wand erscheint auf den ersten Blick unverständlich. — Sie ist nur auf dem einzigen abgebildeten Schnitt erkennbar, schon der nächste zeigt den quadratischen Hohlraum *i* in direktem Zusammenhang mit dem vor ihm gelegenen

Binnenraum des Zwischenhirns. Ich glaube, dass es sich um die Anlage der Gegend der Commissura posterior handelt. Wie dem auch immer sei, über die Natur des sich nach hinten erstreckenden Hohlraums lässt dieser Schnitt, unter gleichzeitiger Betrachtung des als Figur 6 abgebildeten Schnittes Nr. 21, keinen begründeten Zweifel aufkommen: wir haben die Trichterregion des Zwischenhirns vor uns. Ziehen wir diesen Schnitt gleichzeitig in den Kreis unserer Betrachtungen, so finden wir an Stelle des eben beschriebenen Bildes des Trichterdurchschnitts nunmehr eine trefleförmige Figur (*i*), deren nach hinten gerichtetes Ende dem eigentlichen Trichterfortsatz entspricht, während die beiden Seitenausbuchtungen zur Bildung der späteren Lobi infundibuli des Haifischgehirns in Beziehung stehen dürften (s. u.). Das auf Fig. 5 noch als kompakte Knospe (weil der Schnitt gerade durch die obere Wandung ging) erscheinende Großhirn (*gh*) ist jetzt als Hohlraum erkennbar, in dessen Inneres sich Faltungen, wohl als Anlage der späteren Plexus chorioidei, einstülpen (*pl*). Dieser Hohlraum ist unpaar; er lässt lateral je eine Einstülpung erkennen, die der Nasengrube (*n*) gegenüber liegt und wohl zum späteren Bulbus olfactorius auswächst. Die breiten Ausstülpungen, welche sich den Augen gegenüber befinden, entsprechen dem Zwischenhirn (erstes Hirnbläschen *vh*). Der Schnitt hat bereits die erst auf dem nächstfolgenden Schnitt in ihrem Zusammenhang mit der Augenblase erkennbaren Augenstiele berührt.

Vor Allem erregt aber jener auf Fig. 5 zuerst aufgetretene ringförmige Durchschnitt unsere Aufmerksamkeit. Derselbe hat sich jetzt in ein wurstförmiges Gebilde (*h*) verwandelt, das mit starker Konkavität sich um das Infundibulum beiderseits nach vorn umlegt. Sein halbmondförmiger Hohlraum ist rings geschlossen, sowohl nach vorn, dem Trichterfortsatz gegenüber, wie nach hinten zu. Hier gehen aber von der Mitte der hinteren Wand zwei divergirende Streifen (*e*) ab, die, sich in die Tiefe der Schnittebene verlierend, plötzlich wie abgeschnitten endigen. Zwischen sich lassen sie eine Lücke erkennen, die durch eine Substanzbrücke von einer weiter nach hinten gelegenen größeren Lücke in dem embryonalen Bindegewebe des mittleren Schädelbalkens (*tr*) getrennt liegt. Diese Streifen tragen denselben histologischen Charakter, wie die Wandungen des wurstförmigen Hohlraums, sie stehen mit ihnen in unmittelbarem Zusammenhang, haben denselben Farbenton durch das angewendete Carmin angenommen, und setzen sich ganz scharf von dem sie umgebenden embryonalen Bindegewebe ab. Was ihren histo-

logischen Charakter betrifft, so bestehen die Wandungen des Hohlraums aus palissadenartig neben einander gestellten cylindrischen Zellen, die namentlich der etwas dickeren vorderen Wand ein gestreiftes Aussehen verleihen. An der schmalen hinteren Wand ist ihre Form mehr quadratisch, eben so im Bereich der mit dieser zusammenhängenden Streifen. Sie sehen zudem genau so aus wie der Saum, der als wohlerhaltene Epidermisanlage den Querschnitt des Kopfes überall umgiebt, beziehungsweise wie die in den Einstülpungen des Gehörbläschens (*au*) vorhandenen Epithellager.

Mit irgend welchen Gefäßwandungen ist eine Verwechslung nicht möglich.

Durch Vergleichung beider Figuren wird man, unter Berücksichtigung späterer noch zu besprechender Entwicklungsstadien, zu dem Schluss berechtigt, dass dieser im Querschnitt erst flach ringdann wurstförmige Hohlkörper die Anlage der Hypophysis ist[1]. Eine andere Deutung ist nicht möglich. Die beiden Streifen aber, welche sich an sie hinten anschließen, vermag ich nur als den Epithelsaum des bereits gegen die Schädelhöhle beziehungsweise Hypophysis abgeschlossenen Mundbucht (Rachenhöhle) zu deuten, deren Verbindung nach der Abschnürung als solider Strang in späteren Entwicklungsstadien sich eine Zeit lang erhalten soll (H. Müller, v. Miklucho-Maclay, Beitr. z. vergl. Neurologie der Wirbelthiere I. pag. 40, Balfour, a. a. O. pag. 190). Dafür spricht endlich auch der Umstand, dass mit dem nächsten tieferen Schnitt der Binnenraum der Rachenhöhle eröffnet wird, während die Hypophysis geschwunden ist.

Welche Schlüsse gestatten nun die beschriebenen Bilder? Die Thatsache, dass in diesem Entwicklungsstadium die Chordaspitze nicht den ganzen mittleren Schädelbalken durchsetzt, dass vor ihr noch ein prächordales Stück nachweisbar ist, bewiese an sich nichts gegen die Annahme, dass die Chordaspitze ursprünglich die ganze Basis Cranii bis zur »Stirnwand« durchsetzt. Wir haben ja gesehen, dass dieselbe in dem von Reichert und mir beschriebenen Stadium (Fig. 1) viel weiter nach vorn reicht, indem hier ihre Spitze, bei Reichert unmittelbar an die Hirnanlage, bei mir bis an die Hypophysisanlage verfolgt wurde. Es kann somit, da Zeichen einer Rückbildung des vorderen Chordaendes nicht vorliegen, angenommen werden, dass

[1] Zur Vergleichung möge man noch die Fig. 328 der zweiten Auflage von Kölliker's Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. (pag. 529) betrachten, welche die Bildung der Hypophysis an einem 15 mm langen Schafembryo darstellt. Die Übereinstimmung ist augenfällig.

sich zwischen dem von mir und Reichert beobachteten Stadium der Fig. 1 und dem, welchem die Schnitte 3—6 entlehnt sind, eine Periode findet, wo das embryonale Bindegewebe des mittleren Schädelbalkens vor der Chorda zunimmt, derart, dass diese die vorderste Begrenzung der ursprünglichen, nicht aber der definitiven, auch die Sella turcica umfassenden Basis cranii bezeichnet. Wenn wir aber als Kennzeichen dieser die Lage der Hypophysis in ihr ansehen (und ich wüsste nicht, wie wir uns sonst orientiren könnten), so lässt sich aus meinen Präparaten mit Sicherheit schließen, dass derjenige Theil der Basis cranii, welcher die Hypophysis später enthält, die Sella turcica, vor dem vordersten Ende der Chorda angelegt wird, dass diese zu keiner Zeit über diese Anlage hinaus nach vorn ragt. Das Kriterium darüber, was wir an der Basis des embryonalen Haifischkopfes als Sella turcica zu bezeichnen haben, wird eben erst durch das erste Auftreten der Hypophysis gegeben. — Da die Beobachtung Reichert's die Anlage letzterer an seinem Präparat nicht erkennen ließ, fehlte auch die Möglichkeit einer Orientirung, und dadurch wurde der Irrthum nahegelegt, den über dem umgebogenen Chordastück (»die Chordakrücke«) gelegenen, mit embryonalem Bindegewebe gefüllten Raum, den Scheitel des sogenannten mittleren Schädelbalkens (Reichert's Processus sellae turcicae) als Bildungsstätte der späteren Hypophysis anzusehen, während diese in dem damit freilich in kontinuirlichem Zusammenhang stehenden prächordalen Bindegewebe, wahrscheinlich eben so durch Einstülpung der Rachenhaut, entsteht, wie dies für höhere Wirbelthiere sich ohne Schwierigkeiten erweisen lässt. — Während so die Ergebnisse meiner Beobachtungen zu meinem lebhaften Bedauern in dieser Hinsicht gegen Reichert's Auffassung sprechen, stehen sie mit allen andern Forschern in um so größerem Einklang, und lösen damit eine Differenz, die zwischen dem Befund an höheren Wirbelthieren und den Selachiern durch Reichert's Darstellung gesetzt schien.

Wenn hiermit auch meine eigentliche Aufgabe, nämlich die, die Bildungsstätte beim Dornhaiembryo festzustellen, gelöst ist, war ich doch genöthigt, auch die weiteren Schicksale der Hypophysis, der Chordaspitze, so wie des mittleren Schädelbalkens in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen. Denn einerseits ermöglicht erst die Kenntnis jener späteren Stadien das Verständnis ihrer früheren Entwicklung, andererseits blieb in meiner Beweisführung eine Lücke übrig, durch deren Ausfüllung erst jene vollständig wird. Vorerst habe ich nämlich nur den Nachweis geliefert, dass die erste Anlage der Hy-

pophysis nicht in jenem dreieckigen Raum oberhalb der Chordakrücke, dem mittleren Schädelbalken der Autoren, geschieht. Es wäre aber die Möglichkeit denkbar, dass die Hypophysis, bei ihrer Weiterentwicklung nach hinten in diesen Raum hineinwuchernd, ihn allmählich ausfüllte und dass schließlich so doch ein Verhalten vorläge, welches Reichert's Voraussetzungen entspräche. Entscheidend bliebe dann freilich immer noch der Ausgangspunkt der Entwicklung von einer vor der Chordaspitze gelegenen Stelle für die Beantwortung der Frage, ob diese jemals die ganze Schädelbasis bis zum Sattelknopf durchsetze. Immerhin verdient aber diese Möglichkeit eine Berücksichtigung. Zu ihrer Zurückweisung könnten indess schon die Darstellungen W. Müller's und Balfour's in den oben genannten Veröffentlichungen genügen. Ersterer beschreibt sehr zutreffend das Verhalten der Hypophysis und Chorda bei 25—30 mm langen Acanthiasembryonen[1]. Es geht aus seiner Darstellung hervor, dass sich die Hypophysis als ein langes schmales Säckchen nach vorn entwickelt, derart, dass sein blindes vorderes Ende bis nahe an das Chiasma reicht, während das hintere an der vorderen Wand des mittleren Schädelbalkens anliegt. Auch in späteren Stadien (an 10 cm langen Embryonen von Mustelus vulgaris beobachtet) findet sich absolut keine Beziehung der Hypophysis zu dem oberhalb der Chordakrümmung gelegenen Theil des mittleren Schädelbalkens. Während sich nämlich der Knorpel des Clivus des Türkensattels aus dem die Konkavität des Chordahakens ausfüllenden Gewebe der Basis des mittleren Schädelbalkens bildet, atrophirt der ganze oberhalb der Chordakonvexität gelegene bindegewebig bleibende Theil des letzteren immer mehr, und besteht nur als eine unbedeutende bindegewebige Adventitia der Basilararterie fort.

So weit die Beschreibung Müller's, welche von guten Abbildungen (Taf. IX Fig. 5 und 6) erläutert wird Balfour stellt in etwas schematisch gehaltenen Figuren Ähnliches an Embryonen von Scyllium canicula dar[2], wobei er freilich die Chorda nicht mit abbildet.

Auch Parker und Bettany[3] beschreiben das gegenseitige Verhalten der Hypophysis, Chorda und des mittleren Schädelbalkens wesentlich ganz übereinstimmend. Sie erwähnen dabei noch eines perlschnurartigen Umrisses des vorderen Chordaendes bei Hundshai- und Pristiurus-Embryonen, »indem dieselbe in der Strecke zwi-

[1] l. c. pag. 361.
[2] l. c. Pl. XV *a* 5, 7 *a*, 7 *h*.
[3] l. c. pag. 17, 23, 27 cf. pag. 185.

schen ihrem vorderen Ende und der Mitte der Gehörregion fünf bis sieben kugelige Auftreibungen zeigte«.

Nach ihnen wird der mittlere Schädelbalken zu einer bloßen Spalte zwischen Mittel- und Hinterhirn, was jedenfalls kein glücklich gewählter Ausdruck ist. — Sie wollen augenscheinlich sagen, dass später nur eine Spalte zwischen beiden Hirntheilen die frühere Lage des mittleren Schädelbalkens andeutet. Das übereinstimmende Ergebnis sämmtlicher genannter Forscher ist somit die Thatsache, dass sich zu keiner Zeit der späteren Entwicklung die Hypophysis in dem oberhalb der Chordakrücke befindlichen, mit gallertartigem (unreifem, embryonalem) Bindegewebe gefülltem Raum vorfindet, den man nach Rathke's Vorgang, nicht eben zutreffend, wie mir scheint, als mittleren Schädelbalken bezeichnet. Der Begriff Balken erweckt die Vorstellung von etwas Solidem, als Stütze dienendem, was für jenes hinfällige zarte Gebilde nicht passt. Die Bezeichnung Reichert's als Processus sellae turcicae, obgleich in dieser Beziehung unbedenklich, könnte immerhin die falsche Vorstellung erwecken, als handle es sich um ein Vorläuferstadium der Sella selber, während diese doch nur an und vor der Basis des mittleren Schädelbalkens entsteht, und nur sein basaler Theil im Clivus erhalten bleibt.

Meine eigenen Untersuchungen nun bestätigen durchaus die Angaben der genannten Autoren über die Lage und Entwicklung der Hypophysis. Da dieselben aber nach mancher Seite hin auch eine Erweiterung unserer Kenntnisse nicht bloß über diesen Punkt, sondern auch über gewisse Entwicklungsvorgänge anderer Hirntheile enthalten, glaube ich mich berechtigt, hier auf die gewonnenen Ergebnisse in aller Kürze einzugehen. Dieselben sind geeignet, gelegentlich ein Licht auf die neuerdings so sehr wieder in den Vordergrund getretene Frage über die anatomische Deutung der verschiedenen Theile des Fischgehirns zu werfen. Es will mir, beiläufig bemerkt, scheinen, als ob gerade derjenige Forscher, welchem wir die eingehendsten mikroskopischen Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken, Fritsch[1], die embryologische Seite der Frage, bei den Knochenfischen wenigstens, zu wenig in Betracht gezogen hat. Da, wo er diese Seite mehr berücksichtigt, nämlich bei den Knorpelfischen, ist er daher auch in der Deutung einzelner Hirntheile entschieden glücklicher gewesen, während es vorerst mindestens sehr fraglich bleibt, ob seine Deutung der einzelnen Theile des Knochenfischgehirns rich-

[1] Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns, 1878.

tig oder verfehlt sei. In Betreff des Gehirnes der Knorpelfische, insonderheit der Haie, komme ich indess, wie wir sehen werden, zu Ergebnissen, die mit denen von Fritsch und Stieda übereinstimmen.

Zur Erläuterung der Verhältnisse möge nun die Besprechung eines dorsoventralen Medianschnittes durch den Kopf eines circa 6 cm langen Acanthiasembryo dienen, den Fig. 7 wiedergiebt. Das vordere Ende der Chorda *ch'* zeigt sich in diesem Stadium derartig gegen den Rest umgebogen, dass der die Spitze bildende Schenkel des Hakens dem Stammtheil fast parallel verläuft (vergl. Fig. 8). Der Knickungswinkel ist ein sehr spitzer, während er in dem auf Fig. 1 abgebildeten Stadium etwas mehr als einen rechten betrug. Während die dorsale Begrenzung der Krümmungsstelle eine regelmäßige Konvexität mit dem Scheitel nach oben und vorn bildet, ist die Konkavität der Biegung jetzt scharf eingeknickt. Der umgebogene Theil der Chorda verjüngt sich allmählich derart, dass die Dicke dieser, in der Schnittebene am Knickungswinkel gemessen 88 μ, am vorderen, eben noch scharf genug begrenzten Ende dagegen nur 40 μ beträgt. Bisweilen sah ich die umgebogene Spitze dem Stamm derart genähert, dass nur eine ganz schmale Brücke embryonalen Bindegewebes beide trennte. Es wird aber dabei immer an die Möglichkeit gedacht werden müssen, dass dieses zarte Gewebe durch die Erhärtungsflüssigkeit lokal stärker geschrumpft ist oder dass, dem Druck der Hirnwandung des Infundibulum nachgebend, die Chordaspitze nach hinten an den Stamm angedrängt wurde. Die Form der Fig. 7 (bezw. 8) ist jedenfalls die gewöhnliche, doch kommen auch unregelmäßige Umrisse der Spitze vor, indem deren Konkavität Buckel und Einbuchtungen zeigt. An dem abgebildeten Präparat zeigte die äußerste Spitze noch einen unregelmäßigen Anhang (Fig. 8), dessen Begrenzung nur schwer sicherzustellen war. Da ich ihn an früheren Stadien vermisste, ist er möglicherweise der Ausdruck einer beginnenden Rückbildung des vordersten Chordaendes.

Was den mikroskopischen Bau der Chorda anbelangt, so lassen sich die hellen, großen, blasenförmigen Zellen, welche die Mitte des Stranges einnehmen, bis weit in die sich verschmälernde Spitze verfolgen. Der Saum kleinerer Zellen, welche die Peripherie bilden, stellt aber das Hauptbaumaterial der Spitze dar, und daher erscheint diese, entsprechend der protoplasmareicheren Beschaffenheit der kleinzelligen Schicht, an künstlich gefärbten Präparaten dunkler, als der übrige Theil der Chorda, ein Umstand, der

auch die Abgrenzung von dem umgebenden Gewebe an einigermaßen dicken Schnitten sehr erschwert.

Die Cuticula (primitive oder cuticulare Chordascheide Gegenbaur's[1]) konnte mit Sicherheit als eine glänzende, homogene, bis 5 μ dicke Grenzschicht im Bereich der ganzen Chordaspitze verfolgt werden; nur am allervordersten, unregelmäßig gekrümmten Ende vermochte ich nicht mehr sie zu erkennen (Fig. 8). Unter gleichzeitiger Benutzung von Querschnittreihen überzeugt man sich sogar, dass diese Cuticula an der Chordaspitze von ganz besonderer Mächtigkeit ist. Nach hinten zu nimmt sie allmählich an Dicke ab, während die von Gegenbaur als skeletogene Chordascheide bezeichnete periphere Schicht in demselben Maße zunimmt und schließlich zu einer mächtigen Lage koncentrisch angeordneter Faserzüge und Spindelzellen wird. Dieselben Querschnitte zeigen auch, dass an der Chordaspitze die hellen großen Zellen eine einzige central gelegene Reihe bilden, und dass sich der Zusammenhang zwischen der Oberfläche der kleinen peripher gelegenen Zellen und der primitiven Chordascheide leicht löst. So entstehen zwischen beiden ringförmige Hohlräume und gelegentlich durch Herausfallen des Chordaquerschnittes Lücken, die nach außen von der mit dem umgebenden Gewebe in Verbindung gebliebenen primitiven Chordascheide begrenzt werden.

Verfolgt man die Formveränderungen, welche die Chorda in ihrem Verlauf nach hinten zu erleidet, so fällt zunächst auf, dass sie sich unmittelbar hinter der Krümmung allmählich spindelförmig verdickt, um dann, etwa in der Höhe des hinteren Abschnittes des vierten Ventrikels, entsprechend der Lage des Ohrlabyrinthes, in einen dünnen Strang überzugehen. An dem abgebildeten Schnitt beträgt die Dicke der breitesten Stelle der spindelförmigen Anschwellung 272 μ, die der dünnsten Stelle der Verjüngung nur 96 μ. Dahinter schwillt die Chorda dann wieder ziemlich plötzlich zu einer Dicke von 360 μ an. — An Querschnitten zeigt sich, dass die Verdünnung mit einer eigenthümlichen Formveränderung der Chorda verbunden ist. Die dorsale Wölbung derselben ist nämlich nicht mehr konvex, sondern konkav, so dass im Querschnitt eine halbmondförmige Figur mit nach oben gerichteten Hörnern erscheint (Fig. 9). Somit ist die Chorda während ihres Verlaufes durch die verdünnte Stelle mit einer dorsalen Rinne versehen. Dieser Rinne entspricht eine gleiche über ihr gelegene Vertiefung in der Mitte der Knorpelspange, welche lateralwärts die

[1] a. a. O. pag. 127.

Hohlräume des Labyrinthes enthält, dorsalwärts aber den Boden des Wirbelkanales für die Medulla oblongata bildet (Fig. 9). Die Chorda streicht dicht unter dieser Vertiefung des Wirbelkörpers hin, und ist von dem Bindegewebe, welches als Anlage der späteren Hirn- beziehungsweise Rückenmarkshüllen den Hohlraum zwischen Knorpelspange und Medulla ausfüllt (Fig. 10 *d*) nur durch mehrere Schichten eines Gewebes getrennt, das sich lateralwärts unmittelbar in eine oberflächliche, an abgeflachten zelligen Elementen reichere Schicht fortsetzt. Letztere ist als Perichondrium der dem Rückenmarkskanal zugewendeten freien Fläche der Wirbelknorpelspange anzusehen. Die tieferen, d. h. mehr ventralen Schichten biegen über die Hörner des Halbmonds ventralwärts um und gehen in die sogenannte skeletogene Chordascheide Gegenbaur's über, deren »Limitans externa« (Fig. 9 *L*) deutlich erkennbar ist.

Was die Zellen der Chorda in dieser Gegend betrifft, so bilden die protoplasmareichen einen kontinuirlichen Saum, die hellen, centralen aber sind, entsprechend der dorsalen Einbuchtung, in ihren oberen Lagen von oben nach unten komprimirt, sehr in die Breite gezogen und ebenfalls leicht konkav.

Allmählich geht diese halbmondförmige Gestalt des Chordaquerschnittes nach hinten zu in die eines umgekehrten Bienenkorbes über, indem die dorsale Konkavität sich in eine geradlinige Begrenzung verwandelt und das Gebilde in dorsoventraler Richtung bedeutend an Dicke zunimmt. Dies geschieht etwa in der Gegend, wo die beiden Ohrkanäle dorsalwärts emporsteigen, um sie am Hinterhaupt zu öffnen. Schließlich entsteht aus dieser Form des Querschnittes die ovale im Bereiche der auf die Verdünnung folgenden starken Verdickung.

Diese eigenthümlichen Formveränderungen der Chorda, namentlich die halbmondförmige Gestalt des Querschnitts im Bereich der dünnsten Stelle stehen augenscheinlich mit der Rückbildung des Organs in dieser Gegend in Beziehung. Es ist interessant, dass Götte[1] etwas ganz Ähnliches an der Chorda der Unke beschreibt. Auch hier unterbleibt nach ihm in einem kurzen Stücke gleich hinter der Spitze der Wirbelsaite die Verknorpelung an der dorsalen Seite der Scheide: »sie wird dabei hautartig und schließt sich seitlich an das Perichondrium der Seitenplatten an, so dass die Wirbelsaite nach Entfernung dieser Haut wie in einer Mulde nackt zu Tage liegt«.

[1] Die Entwicklungsgeschichte der Unke, pag. 363, Taf. IX Fig. 173, 174.

Er bildet an dieser Stelle den Chordaquerschnitt als dorsoventral zusammengedrückt nierenförmig und dorsalwärts konkav ab (Fig. 173).

So weit über die Chorda selber. — Was nun den zweiten uns vorwiegend interessirenden Theil anbelangt, den sogenannten mittleren Schädelbalken (Fig. 7 *tr*), so überragt er an dem abgebildeten Präparat den Scheitel der Chordakrümmung, bis zu seiner den Boden der Zweihügelregion (des Mittelhirns) berührenden Spitze gemessen, um beinahe 2 mm (genau 1,96). Er hat eine hakenförmige Gestalt, indem er ventralwärts erst konvex, dann, entsprechend der sich ausbuchtenden hinteren Wand des Infundibulum (Saccus vasculosus *i*), stark konkav ausgehöhlt ist. Hier liegt die dünnste, halsartig eingeschnürte Stelle des mittleren Schädelbalkens. Im abgebildeten Präparat hat er sich von den Wandungen des Medullarrohres zurückgezogen, doch deuten fadenförmige Stränge die durch die schrumpfende Härtungsflüssigkeit gelöste natürliche Verbindung an. Ein länglicher gestielter Fortsatz erstreckt sich in die durch die Ausbuchtung des Saccus vasculosus gebildete Falte am hinteren (oberen) Umfang des Infundibulum (*i*).

Der abgebildete, fast streng in die Medianebene gefallene Schnitt erweckt nicht die Vorstellung, dass dieser ganze bindegewebige Fortsatz, den der mittlere Schädelbalken darstellt, und der sich in den Winkel zwischen die gegen einander gebeugten Hirnabschnitte schiebt, hauptsächlich als Träger mächtiger Blutgefäße anzusehen ist, deren entwickelte Adventitia er eigentlich darstellt[1]. Der Gefäßreichthum tritt nämlich erst an lateralen, dem abgebildeten parallelen Schnitten hervor. Namentlich sind es zwei außerordentlich (bis 152 μ dicke), nach vorn konvexe Bogen, die je zur Seite der Medianebene liegen, und eine Verbindung zwischen den beiden Carotiden und der Basilar-Arterie (Fig. 7 *a. b*) darzustellen scheinen.

Nach hinten zu geht der mittlere Schädelbalken kontinuirlich in das Bindegewebe über, das den Boden des Wirbelkanals ausfüllt, indem es sich zwischen die Knorpelanlage um die Chorda und die Oberfläche der Medulla schiebt und später die Hirnhüllen bildet. Überhaupt lassen sich überall Übergänge zwischen diesen und dem mittleren Schädelbalken nachweisen, ein Beweis, dass dieser, wie bereits gesagt, in dieser Entwicklungsphase nichts weiter ist, als ein vorübergehend besonders entwickelter gefäßtragender Fortsatz der Pia mater.

[1] cf. W. Müller, a. a. O. pag. 418.

Histologisch betrachtet besteht er überall in diesem Stadium aus einem lockerem Bindegewebe, in dem unter Anwendung essigsauren Alaunkarmins oder Hämatoxylins zahlreiche rundlich eckige Kerne hervortreten, die namentlich nach den freien Oberflächen zu dichter gestellt sind. Sie liegen fast immer im Mittelpunkt sternförmiger, mit ihren Ausläufern anastomosirender Figuren, die man verschieden deuten kann. Die Art der Härtung und Präparation gestattet indess nicht, auf die hier erwachsenden histologischen Streitfragen einzugehen.

In Betreff des dritten Theiles, der unseren Antheil erregt, die Hypophysis (Fig. 7 *h*), mögen wenige Worte genügen. Ich kann hier die Darstellung W. Müller's nur bestätigen. Es handelt sich um ein schlauchförmiges, von oben nach unten komprimirtes Gebilde, welches mit seinem hinterem, bedeutend dickerem Ende dicht vor der Chordaspitze beginnt, und, allmählich schlanker werdend, längs der ventralen Wand des Infundibulum gelagert, bis zum Beginn des Chiasma nervorum opticorum (Fig. 7 *chi*) reicht. Von hier zieht sich ein an der Spitze der Hypophysis befestigter Strang über das Chiasma nach vorn, um daselbst in das lockere Bindegewebe der sich differenzirenden Hirnhüllen überzugehen. Querschnitte zeigen, dass die Hypophysis auch zu beiden Seiten durch diesen Strang oder richtiger durch diese Platte fixirt wird, die sich nach oben mit dem zwischen Hirn und knorpeliger Schädelkapsel liegenden Bindegewebe in Zusammenhang stehend erweist.

An der ventralen Wand der Hypophysis bemerkt man bereits einen sich entwickelnden Nebenspross. Mit Bestimmtheit lässt sich endlich nachweisen, dass zu dieser Zeit eine Kommunikation zwischen Infundibulum und Hypophysenschlauch nicht vorhanden ist.

Es wäre hier der passendste Ort, auf einen Befund einzugehen, dessen zuerst v. Miklucho-Maclay und W. Müller gedenken. Ersterer gab in seiner vorläufigen Mittheilung[1] an, dass der Verbindungsgang zwischen dem Schlund und der abgeschnürten Hypophysis als sogenannter Hypophysenkanal in Gestalt einer offenen Kommunikation persistire. Später[2] widerrief er diese Angabe als irrthümlich, indem er den dicht unter der Hypophysis ausmündenden Carotidenkanal damit verwechselt hatte. Offenbar bezieht sich

[1] Jenaische Zeitschr. IV. pag. 558.

[2] Das Gehirn der Selachier pag. 40 Anm. 34.

auch Reichert's Angabe[1], dass er bei Plagiostomen ein medianes Gefäß, welches man als Überrest der Rathke'schen Tasche ausgegeben habe, injicirt habe, auf diesen damals bereits zugestandenen Irrthum Maclay's.

Es darf aber mit diesem Carotidenkanal ein Strang nicht verwechselt werden, den W. Müller[2] zuerst beschreibt und abbildet. Er schildert ihn als einen 0,03 dicken, von flachem Cylinderepithel ausgekleideten, oben und unten leicht trichterförmig erweiterten Gang, der, 0,2 vor der Carotis gelegen, die Schädelbasis in senkrechter Richtung durchsetzt, und eine Kommunikation der Hypophyse mit dem Schlund darstellt. — Wie bekannt, hat seitdem v. Mihalkovics[3] diesen »Hypophysengang« auch bei Kaninchenembryonen aufgefunden und eingehend beschrieben, eben so Kölliker bei Schafembryonen[4]. Ich selber war nicht so glücklich bei den von mir untersuchten Acanthiasembryonen eine Bildung aufzufinden, die der Schilderung Müller's völlig entspräche. Der Epithelüberzug des Schlundes im ganzen Bereich der Schädelbasis von der Zahnanlage bis zum quer getroffenen Lumen der Carotis (*c*) erscheint bei dem abgebildeten Medianschnitt glatt und ohne irgend welche erkennbare Einsenkung. Erst unmittelbar hinter diesem Gefäßlumen macht sich eine Zeichnung bemerklich, die den Eindruck eines mit dem Schlundepithel in unmittelbarer Verbindung stehenden, von diesem nach der basalen Fläche der Chorda ziehenden Fortsatzes erweckt (Fig. 7 *hc*?). Ein ähnlicher, aber viel kürzerer, scheint sich nach hinten an ihn anzuschließen. — Zerlegt man einen Acanthiaskopf derselben Entwicklungsstufe in eine lückenlose Querschnittserie, so erkennt man, dass diesem scheinbar vorderstem Fortsatz thatsächlich ein mit dem Schlund in offener Kommunikation stehender Gang entspricht, der an der Chorda blind endet (Fig. 10 *dt*). Das Epithel des Schlundes biegt direkt in ihn ein und kleidet ihn allseitig bis zu seinem oberen blinden Ende aus. Eine Verwechselung mit einem Blutgefäß ist bei einiger Aufmerksamkeit um so weniger möglich, als diese zur Zeit noch nirgend selbständige, messbar dicke Wandungen zeigen, während der Gang, wie gesagt, eine kubische Epithelbekleidung besitzt. Ob indess dieser Gang als Rest des Hypophysenkanals anzusprechen sei, ist mir zweifelhaft, weil seine

[1] l. c. pag. 60.
[2] l. c. pag. 362.
[3] Entwicklungsgeschichte des Gehirns pag. 85 (Taf. VI Fig. 55, 56 *dct*).
[4] Entwicklungsgeschichte etc. 2. Aufl. pag. 529, Fig. 326.

Lage, hinter der querdurchschnittenen Carotis (Fig. 7 *c*) nicht mit der von W. Müller gegebenen Darstellung übereinstimmt. Denkbar wäre es ja, dass durch ungleichmäßiges Wachsthum der Schlundwand und der prächordalen Hirnabschnitte eine Verschiebung des Kanals nach hinten, aus dem Bereich der Hypophysis hinaus, bewirkt wurde. Ich darf indess nicht unerwähnt lassen, dass eine viel kürzere Einbuchtung des Schlundepithels sich bei meiner Querschnittserie weiter vorn vorfindet, die möglicherweise der Rest des Hypophysenkanals ist. Von der Spitze der Bucht setzt sich nämlich ein strangförmiger Zug, nur durch die Richtung des Faserzuges des embryonalen Bindegewebes angedeutet, bis zum Lumen des auch im Längsschnitt längsgetroffenen Gefäßes *c'* (Fig. 7) fort. Von hier geht dann im folgenden Schnitt ein zweiter Zug gleicher Art durch den daselbst dehiscirenden Knorpel der Schädelbasis nach der Richtung des querdurchschnittenen Hypophysenschlauches. Hier wird aber eine sichere Entscheidung darüber, was man vor sich habe, durch die Komplikation des Bildes des Stranges mit dem Blutgefäß *c'* unmöglich. Man könnte eben ersteren auch für ein zusammengefallenes, nach der Hypophysis streichendes Gefäßästchen halten, wobei nur merkwürdig bliebe, dass dasselbe sich an die Spitze der epithelialen Ausbuchtung des Schlundes unmittelbar anschließt.

Endlich wäre noch zu erwähnen, dass ich an dem dorsoventralen Medianschnitt des Kopfes eines bedeutend in der Entwicklung vorgeschrittenen Mustelusembryo von 9—10 cm Länge unmittelbar unter und hinter dem Lumen der Carotis, also etwas weiter nach vorn, als der Zapfen der Fig. 7 liegt, ebenfalls einen kurzen Zapfen vom Epithel in das Bindegewebe des Schlundes eindringen sehe (Fig. 11 *hc*?). Derselbe endet plötzlich, ohne dass man einen Fortsatz nach der Hypophysis verfolgen kann. Die Chorda erreicht er nicht, weil dieselbe in diesem Stadium bereits bis auf geringe Andeutungen in der Zellstruktur und -Anordnung des basalen Knorpels in dessen ganzer Ausdehnung geschwunden ist.

Über die weiteren Veränderungen des mittleren Schädelbalkens vermag ich dem von anderer Seite bereits Mitgetheilten nichts Wesentliches hinzuzufügen. Jene späteren von mir untersuchten Entwicklungsstadien von Mustelus vulgaris (Fig. 11) zeigen die Sattellehne schon völlig als Knorpel ausgebildet. Dieselbe reicht mit ihrer Spitze genau bis an die Stelle, wo das ventrale Ende des Infundibulum und das hintere Ende der Hypophysis in Verbindung

treten. Der ganze, noch sehr lange, über diese Stelle hinausragende Rest des mittleren Schädelbalkens (*br*) ist erheblich in seiner Breite reducirt, und wird in seinem hinteren Abschnitt durch ein starkes zur Hirnbasis emporsteigendes Blutgefäß vertreten, während sein vorderes Ende die Form eines eckig gebogenen Häkelhakens zeigt, dessen Scheitel in die Knickungsstelle der Hirnbasis, und dessen Spitze in die über dem Saccus vasculosus (*S.v*) gelegene Falte der hinteren Trichterwand eindringt. Gleichzeitig hat sich der Zwischenraum zwischen den beiden Gehirnabschnitten, den er ausfüllte, bedeutend durch Wachsthum dieser letzteren verkleinert, und so schwindet er schließlich bis zu einem die Arteria basilaris tragenden unbedeutenden Bindegewebsfortsatz der Pia mater hin, ohne dass je in diesem Raum ein Theil der Hypophysis zur Entwicklung gekommen wäre.

Die Hauptmasse der im Medianschnitt noch ein schlauchförmiges Lumen, auf seitlichen Schnitten dagegen zahlreiche Nebensprossen zeigenden Hypophysis liegt zwischen zwei Lamellen, deren untere sich von der Spitze des Dorsum ephippii (Fig. 11 *d.e*) nach vorn zu erstreckt und in das Perichondrium der cerebralen Keilbeinoberfläche übergeht, während die obere sich zwischen ventrale Wand des Infundibulum (*i*) und die Hypophysis schiebt. Ein Nebenspross der letzteren ist unterhalb der unteren Lamelle, also innerhalb der eigentlichen Sattelgrube, gelegen. Eben daselbst finden sich auch, im lockeren Bindegewebe eingelagert, die querdurchschnittenen Lumina der Arteria carotis und deren Nebenäste. Von der Chorda dorsalis sind, wie bereits bemerkt, im Bereich des Basalknorpels nur noch undeutliche Reste erhalten (*ch*), namentlich ist nichts mehr von dem umgebogenen Ende jener sichtbar. W. Müller[1] bildet dasselbe an seinem wohl demnach einem jüngeren Embryo von Mustelus entnommenen Schnitt (Taf. IX *b*) ab. Weiter nach hinten, erst in der Wirbelsäule, liegt die, bereits den Wirbeln entsprechend eingeschnürte, Chorda, von deren vorderster Begrenzung ein ganz dünner Strang sich in dem Basalknorpel fortsetzt.

Wir sind somit bei der Betrachtung der Entwicklung der Chorda, der Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens zu folgenden Ergebnissen gelangt:

1) zu keiner Zeit der Entwicklung ragt die Spitze der Chorda dorsalis bei Acanthiasembryonen über den-

[1] a. a. O. pag. 364.

jenigen Theil der Schädelbasis hinaus, welcher später zur Sattellehne wird;

2) die Hypophysis entsteht unmittelbar vor der Spitze der Chorda dorsalis im basalen Theil der bindegewebigen Anlage, die man als mittleren Schädelbalken bezeichnet;

3) der Scheitel dieser Anlage (Processus sellae turcicae REICHERT's) geht in die spätere Sella turcica nicht mit ein, sondern wird zur bindegewebigen Adventitia eines basalen Hirngefäßes.

Was die weitere Angabe REICHERT's anbelangt, dass die Chorda bei Haifischembryonen zu einer gewissen Zeit der Entwicklung bis an die »Stirnwand« reiche, so wird dieselbe durch meine Untersuchungen nicht berührt[1], sie ist im Gegentheil sehr wohl damit vereinbar, wenn man die ganze eigentliche Sella turcica, d. h. das Stück der Basis cranii, welches die vor dem Clivus gelegene von der Hypophysis ausgefüllte Grube enthält, als eine spätere prächordale Bildung gelten lässt.

Noch einige beiläufige Beobachtungen ergeben sich aus der Betrachtung des auf Fig. 7 abgebildeten medianen Längsschnitts. Dieselben betreffen zunächst die Epiphysis (Glandula pinealis, *g.p*) in diesem Entwicklungsstadium. Die Lage dieses Organs zwischen primärem Vorderhirn und Mittelhirn (erstem und zweitem Hirnbläschen REICHERT's), die Einlagerung seines craniellen Theils in die Schädelkapsel, seine Form als eine mit langem Stiel dicht vor der hinteren Kommissur und hinter der rudimentären Thalamusanlage (*tha*) angeheftete Blase: alles dies stimmt genau mit der Darstellung überein, welche BALFOUR[2] und EHLERS[3] von der Epiphyse in dem

[1] Dieser Ansicht schließt sich auch der jüngste Forscher auf dem Gebiet der Hirnentwicklung Dr. L. LÖWE an. (Beiträge zur Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen, Berlin 1880 pag. 24 ff.) Leider habe ich die genannte Veröffentlichung nicht mehr im Text meiner bereits fertiggestellten Arbeit benutzen können. — An der angeführten Stelle macht übrigens LÖWE Herrn v. KÖLLIKER einen ungerechtfertigten Vorwurf, indem er die Fig. 273 pag. 442 in dessen 2. Auflage der Entwicklungsgeschichte als mit dem Text im Widerspruch stehend ansieht. K. bezeichnet nämlich, wie LÖWE wenige Seiten vorher (pag. 431) hätte lesen können, den mittleren Schädelbalken RATHKE's als vorderen Schädelbalken.

[2] a. a. O. pag. 177 (Taf. XV).

[3] Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Band. XXX. Suppl. pag. 618.

entsprechenden Entwicklungsstadium geben. Vor derselben liegt die dünne, häutige Decke des primären Vorderhirns, deren hinterer Abschnitt sich zu den Plexus chorioidei einstülpt (*pl*). Diese letzteren zeigen sich sowohl hier, wie im Bereich des vierten Ventrikels (*pl'*) als kontinuirlich mit den Hirnwandungen in Zusammenhang stehende Faltungen und Sprossenbildungen epithelialer Natur, also genetisch mit den ersteren gleichwerthig, und enthalten von der bindegewebigen Anlage der späteren Hirnhäute stets Fortsätze in ihrem Innern.

Ihre Entwicklung beim Haifisch giebt somit einen weiteren Beleg für die Richtigkeit der von Reichert stets urgirten genetischen Auffassung des Ependyms und der Plexus, welche in neuerer Zeit auch von anderen namhaften Forschern (Mihalkovics, Kölliker[1]) auf Grund eigener Forschungen angenommen wird. Nur für die Auffassung der Pia im Sinne Reichert's als einer aus der Anlage des Centralnervensystems hervorgehenden Hülle des Hirns geben meine Befunde keinen Beleg, während sie sich mit der von jenen beiden Forschern gegebenen Darstellung über die Entstehung der Pia aus dem Mesoderm[2] sehr gut vereinigen lassen.

Auf die Epiphysis zurückkommend, möchte ich zu einigen Bemerkungen über ihre Lage und die darauf begründete Deutung der benachbarten Hirnabschnitte bei den Fischen Gelegenheit nehmen. Bekanntlich hat Stieda[3] die Thatsache, dass die Glandula pinealis bei allen höheren Wirbelthieren zwischen primärem Vorderhirn und Mittelhirn (erstem und zweitem Hirnbläschen) liegt, für seine Deutung der Gehirnabschnitte des Selachiergehirns gegen die Auffassung von Miklucho-Maclay in der Art verwerthet, dass er auch bei den Selachiern den unmittelbar hinter der Epiphysis liegenden Abschnitt als Mittelhirn (Vierhügelregion der höheren Wirbelthiere), den vor derselben liegenden aber als Thalamusregion des Vorderhirns ansieht. Fritsch[4] sucht diese ihm für seine eigenartige Deutung der Theile des Teleostiergehirns höchst unbequeme Thatsache dadurch abzuschwächen, dass er die Zirbel »unter dem Einfluss der vorwärts gerichteten Streckung des Medullarrohrs« stehen, den rudimentären Hemisphären nachrücken und ihnen so benachbart bleiben lässt. Nach ihm soll sie hier sogar »gewissermaßen die Grenzmarke zwi-

[1] Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. 2. Aufl. pag. 520 ff.

[2] ibid. pag. 570.

[3] Über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XXIII, pag. 443 ff.)

[4] a. a. O. pag. 19 ff.

schen dem Vorder- und Zwischenhirn« bezeichnen. Er knüpft daran die Vermuthung, dass diese Lage der Zirbel »phylogenetisch bei den Fischen vielleicht ihre ursprüngliche Lagerung repräsentiren« dürfe. Auch bei den Amphibien soll sie nach Fritsch diese Grenze bezeichnen, und indem er nun Behufs der Orientirung zwei Horizontalschnitte vom Frosch- und vom Aalgehirn, die »in der Höhe der Zirbel« durch diese gelegt sind, mit der Zirbel auf einander passt, benutzt er die letztere »als Ausgangspunkt« für die gleiche Deutung der auf einander fallenden Hirnabschnitte. Diese von ihm gefundene Thatsache des Vorrückens der Zirbel benutzt also Fritsch, um damit dem schwerwiegenden Einwurf zu begegnen, dass, wenn seine lediglich durch mikroskopische Untersuchung gewonnene Anschauung richtig wäre, beim Fisch Theile des Zwischenhirns (Fornix und ein Theil der Commissura anterior) hinter die Zirbel zu liegen kämen. So wenigstens verstehe ich seine Darstellung, wobei ich nicht verhehlen will, dass dieselbe an manchen Stellen seines Werks ohne Schuld des Lesers zu Missverständnissen Anlass geben kann.

Diesem Verfahren nun muss ich mich im Folgenden entgegenstellen, und zwar werde ich mich der Reihe nach sowohl gegen die Logik der Beweisführung, wie gegen die Art, die Thatsachen zu gewinnen und endlich gegen diese selbst wenden. Wenn sich, was Fritsch übrigens nirgends beweist, die Zirbel thatsächlich so verschieben kann, dass sie, anstatt wie bei den Säugethieren die Grenze zwischen primärem Vorder- und Mittelhirn (erstem und zweitem Hirnbläschen) zu markiren, bei Fischen die Grenze zwischen sekundärem Vorderhirn (Großhirn) und primärem Vorderhirn (Zwischenhirn) bezeichnet, also »vorgerückt« ist, so darf man sie doch jedenfalls nicht als fixen Punkt betrachten, um sich über die Deutung der verschiedenen Hirntheile bei verschiedenen Thierklassen (Amphibien — Fischen) zu orientiren. Mit anderen Worten: Wenn die Zirbel beim Frosch an der Grenze des Groß- und Zwischenhirns läge, so bewiese das doch nicht, dass diejenigen Theile, welche beim Aal unmittelbar hinter ihr liegen, auch dem Zwischenhirn angehören müssen. Fritsch durfte, immer die Richtigkeit seiner Prämisse vorausgesetzt, nur so schließen: wenn die Zirbel sich thatsächlich verschieben kann, so braucht das, was am Gehirn hinter ihr liegt, nicht bei allen Thierklassen das Gleiche zu sein, wie bei den Säugethieren, nämlich das Mittelhirn. Schon beim Frosch sehen wir, dass ein Theil, der seiner ganzen Struktur nach nicht dem Mittelhirn, sondern dem Vor-

derhirn angehört, der »Lobus centralis«, hinter der Zirbel liegt. Wenn nun thatsächlich die relative Lage der letzteren bei Fischen und Amphibien dieselbe ist (wie ich, Fritsch, finde), so bin ich berechtigt, auch bei ersteren die unmittelbar hinter der Zirbel sich anschließenden Theile des Gehirns ebenfalls als zum Vorderhirn gehörig zu deuten.

In jedem Fall nun, selbst in dem, dass Fritsch nur den von mir ihm als statthaft zugegebenen Schluss gezogen hätte, beziehungsweise gezogen wissen will, — was ja möglicherweise seine Absicht ist — in jedem Fall, sag' ich, begeht Fritsch dann denselben logischen Fehler, der ihm in Stieda's Argumentation zum Angriffspunkt dient. Letzterer sagt: weil ich beim Säugethier und Vogel sehe, dass die Zirbel zwischen erstem und zweitem Hirnbläschen liegt, so ist auch beim Fischgehirn der hinter ihr liegende Theil zweites Hirnbläschen, d. h. Mittelhirn; Fritsch sagt: weil ich bei Amphibien (Frosch) sehe, dass die hinter der Zirbel zunächst gelegene Hirnpartie nicht dem zweiten, sondern dem ersten Hirnbläschen angehört, so ist auch beim Fischgehirn der hinter ihr liegende Theil erstes Hirnbläschen, d. h. Zwischenhirn (Decke desselben).

So viel über die Art der Fritsch'schen Beweisführung. Ich komme nun zu meiner zweiten Betrachtung, nämlich der, wie Fritsch die der letzteren zu Grunde gelegten Thatsachen gefunden hat. Auch hier muss ich mich in entschiedenen Gegensatz zu ihm stellen.

Wenn ich mir über die gegenseitige Lage der Zirbel und der sie einschließenden Hirntheile klar werden will, kann ich keine Horizontalschnitte gebrauchen, wie Fritsch es thut, denn die Zirbel ist ein langgestrecktes Gebilde, dessen distales Ende je nach der Länge des Organs eine sehr verschiedene Lage haben kann, während der Ursprung ihres Stiels, ihr in der Kontinuität des Gehirns wurzelndes proximales Ende, — und auf diesen Stiel kommt es allein an — sehr wohl eine ganz bestimmte Lage bei allen Thierklassen einnehmen kann. Über das Verhalten derselben zum Vorder- und Mittelhirn vermögen lediglich dorsoventrale, d. h. senkrechte Medianschnitte, wie sie Balfour, Ehlers und ich geben, oder Querschnittserien Aufschluss zu ertheilen. Horizontalschnitte dagegen, wenn sie nicht genau gerade durch den Ursprung des Zirbelstiels gelegt sind, können sehr leicht zu einer ganz fehlerhaften Auffassung der Lage der Zirbel führen, je nachdem dieselbe während ihres langgestreckten Laufes mehr vorn oder hinten vom Schnitt getroffen wurde.

Somit bleibt uns Fritsch auch den Nachweis schuldig, dass die Zirbel beim Frosch vor dem »Lobus centralis«, und somit vor einem dem primären Vorderhirn angehörigen Abschnitt liegt.

Nachdem ich so das Fehlerhafte der Fritsch'schen Beweisführung sowohl in der Art des Schlusses, wie in der Gewinnung der demselben zu Grunde gelegten Thatsachen gezeigt habe, erübrigt noch der positive Nachweis, dass die Zirbel auch bei den Amphibien und bei den Knorpelfischen genau da liegt, wo man sie bei den höheren Wirbelthieren findet, nämlich an der Grenze zwischen Vorder- und Mittelhirn, und dass sie nicht, wie Fritsch behauptet, eine Wanderung im Nachtrab der Großhirnhemisphären anstellt.

Ich beginne zunächst mit der Lage der Zirbel bei den Selachiern. Wie die Untersuchungen von Balfour erwiesen haben, entsteht dieselbe hier als eine blasenförmige Hervorwölbung der dorsalen Hirnwand zwischen den Wölbungen des Vorder- und Mittelhirns oder, um durch den Namen nicht schon einen Schluss vorweg zu nehmen, an der Grenze zwischen den vordersten beiden Anschwellungen des embryonalen Hirns. — Durch die von Balfour[1] und Ehlers[2] beobachteten Stadien bis zu den von mir untersuchten, aus denen Fig. 7 und 11 entnommen sind, wird eine hinreichend kontinuirliche Beobachtungsreihe hergestellt, und das Ergebnis derselben ist Folgendes: Die Glandula pinealis besteht als eine Ausbuchtung der dorsalen Wandung der ursprünglichen Hirnanlage zwischen zwei Gehirnabschnitten, deren vorderer sich während der ganzen weiteren Entwicklung zweifellos als Vorderhirn, und deren hinterer sich als Mittelhirn herausstellt. Unmittelbar hinter dem später lang ausgezogenen Stiel der Zirbel liegt die Commissura posterior, unmittelbar vor ihr die Tuberculа intermedia der Autoren, die man als einen rudimentären Thalamus opticus aufzufassen berechtigt ist. Das distale Ende der Zirbel liegt in Gestalt einer hohlen Blase im Mesoderm der Schädelkapsel, weiterhin wird es von dem lockeren Bindegewebe umgeben, aus dem später die Hirnhäute entstehen (Fig. 7 *gp*). Bei Acanthias legt sich das distale Ende, wenigstens in dem Entwicklungsstadium, das die Fig. 7 zeigt, etwas nach hinten, indem es sich der Decke des Mittelhirns nähert, bei Scyllium canicula dagegen scheint es,

[1] A monograph on the development of Elasmobranch Fishes, Cpt. IX. Plate XIV, XV.

[2] Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXX Suppl., pag. 609—634.

wie die Abbildungen Balfour's zeigen[1], sich nach vorn über das Zwischenhirn zu legen und dem sekundären Vorderhirn zuzustreben. — Es ist aber ganz gleichgültig für die Orientirung der Hirnabschnitte, wo dieses Ende liegt. Hat doch Ehlers[2] gezeigt, dass es beim erwachsenen Thiere, der Schädelkapsel eingelagert, weit über das Vorderhirn hinausragen kann. Es hängt eben ganz vom Längswachsthum der Zirbel ab, wo man dieses vordere Ende findet. Da aber das proximale Ende, auf das es allein ankommt, beim erwachsenen Acanthias und Mustelus genau wieder zwischen Commissura posterior und Thalamusrudiment sich vorfindet[3], so erscheint dasselbe gewissermaßen als ein stationärer Grenzpfeiler zwischen Vorder- und Mittelhirn während der ganzen Entwicklung, so wie beim erwachsenen Thiere. Unmittelbar vor dem Zirbelstiel erhebt sich im Medianschnitt vom vorderen dorsalen Umfang des Thalamus die dünne Hirnwand, um unter spitzem Winkel plötzlich eine lange und mit Nebensprossen versehene Einstülpung in den Hohlraum des Vorderhirns zu bilden, die Anlage des Epithels der Plexus chorioidei der Vorderhirn-Ventrikel (Fig. 7 *pl*)[4]. Die vordere Wandung der diese Plexus bildenden Einstülpung steht kontinuirlich mit einer Stelle des Vorderhirns in Verbindung, wo die dorsale Decke desselben dünn bleibt — das häutige Dach des dritten Ventrikels — und erst vor dieser Region beginnt das sekundäre Vorderhirn (Großhirn) mit einer bedeutenden Verdickung der vordersten Abschnitte der Hirnwandungen. Balfour hat diese Entwicklung genau verfolgt, und beschreibt die beiden durch die Dicke ihrer Wandungen frühzeitig unterschiedenen Abschnitte ganz meinen Befunden entsprechend[5], während von seinen Abbildungen nur Fig. 11 auf Plate XIV, nicht aber die dem von mir beobachteten Stadium der Fig. 7 am nächsten stehenden Figuren 7 *b* und 5 das Verhalten richtig und genau wiedergeben. Der Stiel der Zirbel ist somit bei Plagiostomen (Hai), abgesehen von dem an seiner vorderen Basis liegenden Thalamusrudiment, nicht nur durch die ins Innere wuchernden Plexus, sondern durch eine ansehnliche, den häutigen (epithelialen) Charakter beibehaltende

[1] l. c. Plate XV, 5 und 7 *b*.
[2] cf. l. c. Taf. XXV, Fig. 1 und 2.
[3] Vergl. auch Ehlers, l. c. Taf. XXV Fig. 4.
[4] vergl. Ehlers l. c. Taf. XXV Fig. 8.
[5] l. c. pag. 176.

Strecke der dorsalen Hirnwand von der Großhirnanlage geschieden.

So verhält es sich bei den Knorpelfischen. Wie steht es nun mit den Amphibien, insonderheit mit dem Frosch, auf den sich Fritsch beruft?

Reissner[1] stellt die Lage des distalen Endes der Zirbel des Frosches, den Knopf derselben, in Aufsicht richtig dar. Dasselbe liegt zwischen den nach hinten aus einander weichenden Großhirnhemisphären, unmittelbar an diese sich anschließend, genau an der Stelle, wo der Durchschnitt der Zirbel von Fritsch hinverlegt wird[2]. Im Text aber (pag. 93) macht Reissner ausdrücklich darauf aufmerksam, dass die Glandula pinealis nicht bloß ein Kügelchen ist, »das zwischen den hinteren Enden der Lobi cerebrales liegt«, sondern dieselbe »besitzt außer seinem kugelförmigen Theil auch noch einen dünnen Stiel oder Schenkel, welcher sich längs der Decke des Ventriculus tertius nach hinten erstreckt.« Wo dieser Stiel hinten endet, wo sich also das proximale Ende der Zirbel der Hirndecke anheftet, ist aus Reissner's Abbildungen nicht ersichtlich, doch lässt sich dieser Punkt ohne Schwierigkeit an senkrechten Querschnittserien des Froschgehirns feststellen. Man findet zwischen Pia und Decke des dritten Ventrikels gelagert ein schlauchartiges Gebilde, welches, je weiter die Schnitte nach hinten fallen, immer deutlicher ein einfaches, von oben nach unten zusammengedrücktes, elliptisches Lumen erkennen lässt. Eine Strecke lang ist es auf der Brücke von Nervensubstanz gelagert, die Reissner als von den Thalami optici ausgehend bezeichnet[3], während zu beiden Seiten der »Nucleus parvus« (Ganglion habenulae) desselben Autors liegt. Weiter nach hinten, wenn letzterer bereits geschwunden ist, findet sich immer noch dieses querdurchschnittene, nunmehr enger gewordene Lumen, endlich scheint an Stelle desselben ein solides Gebilde zu treten, welches mit der Decke des unter ihm liegenden Hohlraums schließlich verschmilzt. Unmittelbar dahinter tauchen Anfangs seitlich, dann in der Mittellinie getroffene Faserzüge — die Commissura posterior auf. Diese Darstellung stimmt übrigens auch mit der Beschreibung und den Abbildungen

---

[1] Der Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier Taf. II Fig. III.

[2] l. c. Fig. 3, pag. 20.

[3] l. c. Taf. VIII Fig. XII *g*.

überein, die Götte[1] von der Lage des Zirbelstiels bei der Unke giebt.

Auch entwicklungsgeschichtlich verhalten sich die Batrachier in Bezug auf die Lage der Zirbel durchaus ganz so wie die Selachier. Die zahlreichen Abbildungen, die sich bei Götte finden[2], lassen dies mit Sicherheit erkennen, und kann ich nur auf dieselben verweisen. Wir haben also auch bei dieser Thierklasse dieselbe Lage, wie bei den höheren Wirbelthieren einer- und den Selachiern andererseits. Es ist somit durchaus unbegründet und unrichtig, dass, wie Fritsch behauptet, durch die Zirbel bei den Amphibien (Frosch) die Grenze zwischen Vorder- und Zwischenhirn bezeichnet wird, sondern erstere liegt auch hier zwischen Mittel- und Zwischenhirn.

Dieselbe Lage lässt sich ferner für dieses Organ bei den Saurien (Lacerta viridis) und den Crocodilina (Alligator mississippiensis) nachweisen; bei den Cheloniern soll eine besondere Epiphysis nach Stieda[3] überhaupt nicht existiren. Mir scheint dies zweifelhaft, und jedenfalls der Nachuntersuchung werth. Ich finde wenigstens an dem leider noch nicht schnittreifen, von mir frisch eingelegten Gehirn einer riesigen Chelonia (Midas?), die im vorigen Herbst hierselbst von einem Delikatessenhändler geschlachtet wurde, ein schon mit bloßem Auge erkennbares rundliches Gebilde, das seiner Lage nach nur die Zirbel sein kann.

Jedenfalls spricht somit keine einzige Thatsache bei irgend einer Thierklasse für ein Vorrücken der proximalen Zirbelinsertion, und fällt damit eine der Argumentationen, durch die Fritsch seine Deutung des Knochenfischgehirns zu stützen sucht, zusammen. — Im Gegentheil, das konstante Verhalten der Zirbel, sowohl in phylogenetischer, wie in ontogenetischer Hinsicht, wird zu einem äußerst gewichtigem und durch Nichts wegzudisputirendem Einwurf gegen jene Deutung. — Die Konsequenzen dieses Lageverhältnisses für die Deutung des Selachiergehirns sind bereits durch Stieda, und noch eingehender durch Ehlers[4] gezogen worden, ich kann also von einer Wiederholung derselben mit Bezug auf das Knochenfisch-

---

[1] l. c. pag. 315, Taf. XV, Fig. 285, vergl. auch Taf. VIII, Fig. 143, 146, 149.

[2] l. c. Taf. XV Fig. 283, 284, Taf. XVI Fig. 292, 293, 298.

[3] Über den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXV pag. 400.)

[4] l. c. pag. 630.

gehirn hier absehen. — Fallen somit die Gründe, welche Fritsch aus der vergleichenden Anatomie für seine Deutung herbeizog, so bleiben nur noch die sehr zweifelhaften Stützen, welche er aus dem mikroskopischen Bau des Tectum opticum für dessen Deutung als Großhirnrinde entnimmt. Auf diese hier näher einzugehen muss ich mir indess versagen, weil ich genöthigt sein werde, diese Frage bei der mikroskopisch-anatomischen Bearbeitung des Alligatorengehirns, und zwar auch in einem Fritsch nicht günstigem Sinne, zu berühren. Gerade das Werk von Fritsch über das Gehirn der Knochenfische veranlasste mich, mit der Fertigstellung des zweiten Theiles meiner Arbeit, deren erster bereits im Winter 1877/78 erschien[1], zu zögern, weil ich nicht in denselben Fehler verfallen wollte, von dem man meines Erachtens Fritsch nicht ganz freisprechen kann, den nämlich, zu wenig den Hirnbau anderer niederer Wirbelthiere und die Entwicklungsgeschichte berücksichtigt zu haben.

Endlich habe ich begonnen die Frage der Deutung des Knochenfischgehirns auf dem einzigen Wege, der sichere Auskunft verspricht, nämlich dem der Entwicklung, zu verfolgen. Auch hier scheint, so weit meine Untersuchungen bis jetzt gediehen sind, Alles gegen, und Nichts für die Fritsch'sche Auffassung des Tectum opticum zu sprechen[2].

Berlin, den 6. März 1880.

---

[1] Das Centralnervensystem des Alligators. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXX pag. 336—373.)

[2] Löwe in seinem neuesten Werk (s. o.) kommt in Betreff der Deutung des Knochenfischgehirns zu einem Schluss, dessen ganze Begründung mir unverständlich geblieben ist, weil er sich selbst widerspricht. Auf pag. 57 sagt er: der fälschlich Tectum opticum genannte Gehirnabschnitt der Knochenfische entspreche bei allen Fischen dem Vierhügeldach (der Säugethiere? Zusatz ego, wie er unten zeigen werde. Auf pag. 152 nun kommt er zu dem entgegengesetzten Ergebnis, denn das Tectum opticum ist ja gerade das zu einer Rindenbildung entwickelte Dach des dritten Ventrikels im Sinne der Fritsch'schen Auffassung, und wenn Löwe darin ein Homologon des Großhirns sieht, so spricht er dieselbe Ansicht aus, die er bei Fritsch als falsch bezeichnet. Denn letzterer bedient sich zwar des vorsichtigeren Ausdrucks »vikariirend«, gelegentlich an anderen Stellen aber spricht er geradezu aus, dass das Tectum Rinde des primären Vorderhirns sei (pag. 53). Also sind beide doch in seinen Augen homolog! Und dasselbe sagt Löwe, trotzdem er auf pag. 126 den ganz richtigen Satz aufstellt: »Mittelhirn ist eben unzweifelhaft bei allen Wirbelthieren derjenige Hirntheil, der zwischen Glandula pinealis und Trochleariskreuzung gelegen ist«, und daraus denselben Schluss gegen Fritsch zieht, wie ich. Wer von uns Beiden hat Fritsch missverstanden? Denn ein Missverständnis muss wohl vorliegen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVII—XXVIII.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

vh, Vorderhirn (Zwischenhirn, 1. Hirnbläschen).
mh, Mittelhirn (2. Hirnbläschen).
nh, Nachhirn (3. Hirnbläschen).
vq, Ventriculus quartus.
i, Infundibulum.
h, Hypophysis.
tr, Mittlerer Schädelbalken (Trabecula).
ab, Arteria basilaris.
ch, Chorda dorsalis, Stamm.
ch', Chordakrücke.
ch'', deren Spitze.
c, *c'*, Arteria carotis.
chi, Chiasma nervorum opticorum.
e, Schlundepithel.
hc?, Tasche in der Schlundwand, wahrscheinlich nicht Hypophysengang.
n, Nasengruben.
o, Augen.

Besondere Bezeichnungen.

Fig. 1. Dorso-ventraler Längsschnitt des Kopfes eines Embryo von Acanthias vulgaris. (Stadium *K* nach BALFOUR).
mb, Mundbucht. *r*, Rachenhaut.

Fig. 2. Profilansicht eines ältern Embryo von Acanthias vulgaris.
mp, Metapterygoid (Spritzlochknorpel). *k*, Kiemensprossen.
p, Pharyngobranchialknorpel.

Fig. 3, 4, 5, 6. Horizontalschnitte des in Fig. 2 abgebildeten Kopfes.
gh, Großhirn. *g*, *g'*, Ganglienanlagen. *au*, Gehörbläschen.

Fig. 7. Dorso-ventraler Längsschnitt durch den Kopf eines circa 6 cm langen Embryo von Acanthias vulgaris.
V', Vorderhirn.
V'', Mittelhirn.
V''', Nachhirn.
pl, *pl'*, Plexus chorioidei ventriculi tertii et quarti.
gp, Glandula pinealis s. Epiphysis.
tho, Thalamus opticus.
cp, Commissura posterior.

Fig. 8. Das vordere Chordaende desselben Schnittes, stärker vergrößert.
c. ch, Cuticula chordae. (Primitive Chordascheide.)

Fig. 9. Querschnitt durch die verdünnte Stelle der Chorda eines Embryo desselben Stadiums, wie Fig. 7.
L, Limitans externa (GEGENBAUR).
p, Perichondrium.
s, skeletogene Chordascheide (GEGENBAUR).
k, Basilarknorpel.
B, Bindegewebe der Schlundwandung.

Fig. 10. Senkrechter (Quer-)Schnitt durch den Kopf eines Acantiasembryo des Stadiums der Fig. 7, 8, 9, stärker vergrößert (24 mal).
mo, Medulla oblongata.
ns, Nervenstamm.
cb, Basilarknorpel.
d, bindegewebige Anlage der Hirnhäute.
vv, Gefäßlumina.
dt, Tasche in der dorsalen Schlundwand, auf Fig. 7 mit *hc?* bezeichnet.

Fig. 11. Dorsoventraler Längsschnitt durch die Hypophysengegend eines 9—10 cm langen Embryo von Mustelus vulgaris.
de, Dorsum ephippii.
sv, Saccus vasculosus.
cb, Basilarknorpel.

Fig. 1

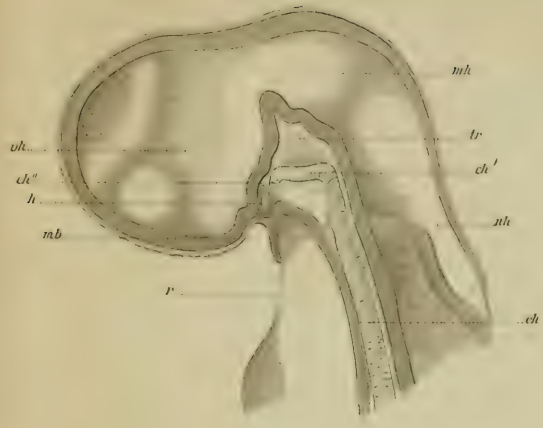


Fig. 2

Fig. 3

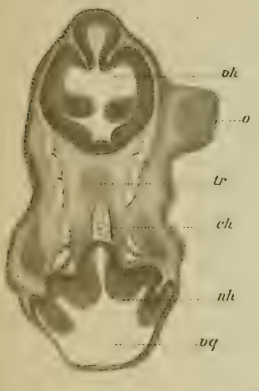


Fig. 4

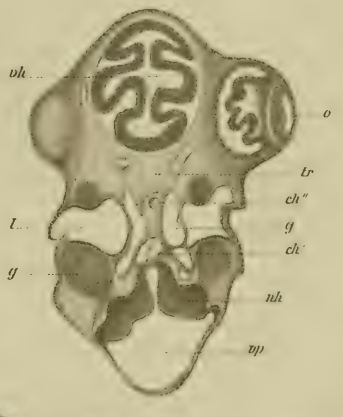


Fig. 6

Fig. 10

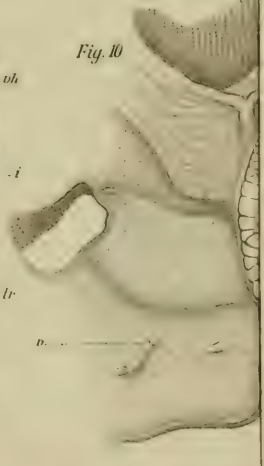


Fig. 1

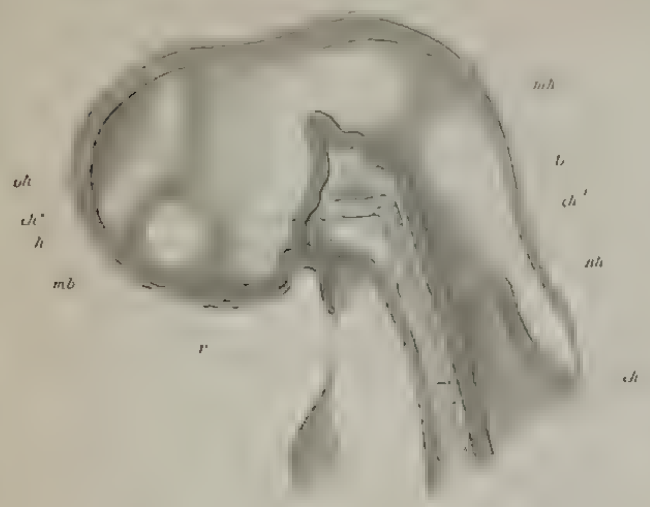


Fig. 2

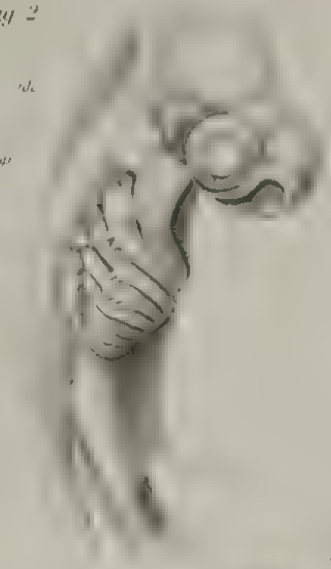


Fig. 3

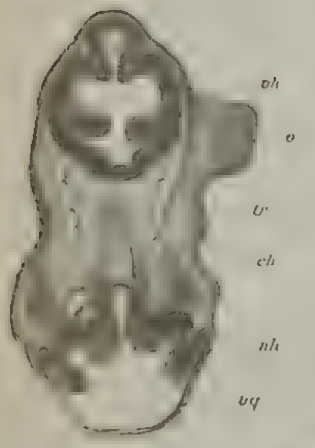


Fig. 4

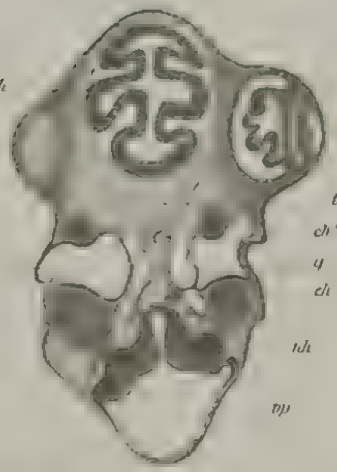


Fig. 5

Fig. 6

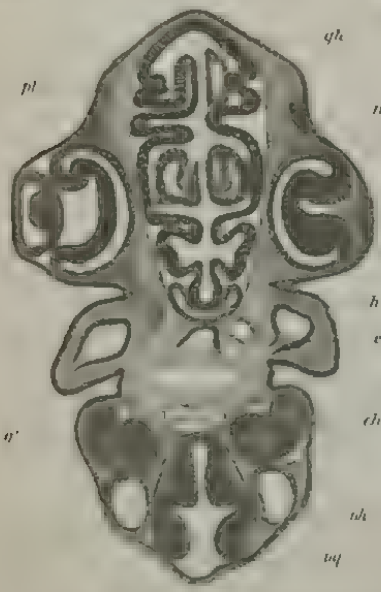
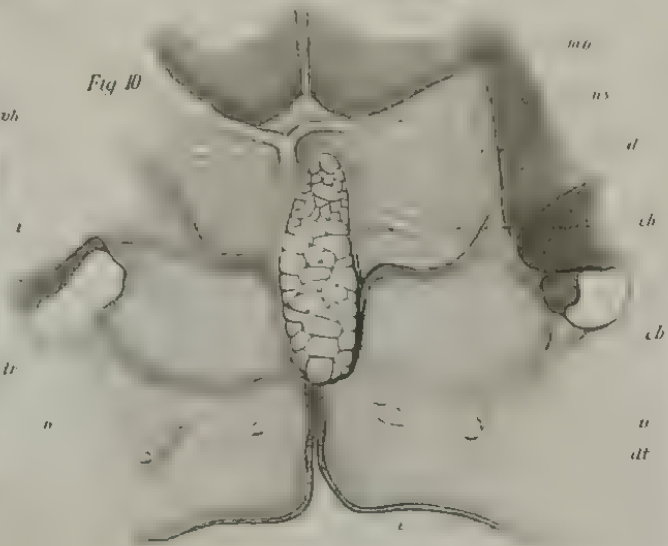


Fig. 10



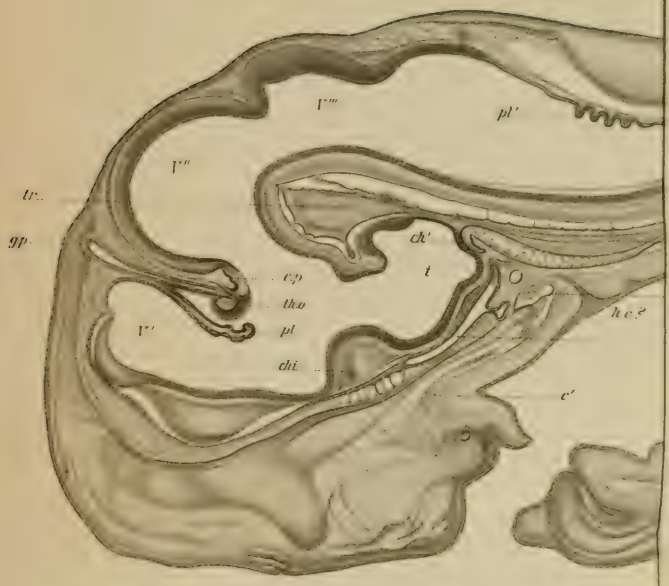


Fig. 8

Fig. 9

Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig

Fig. 7

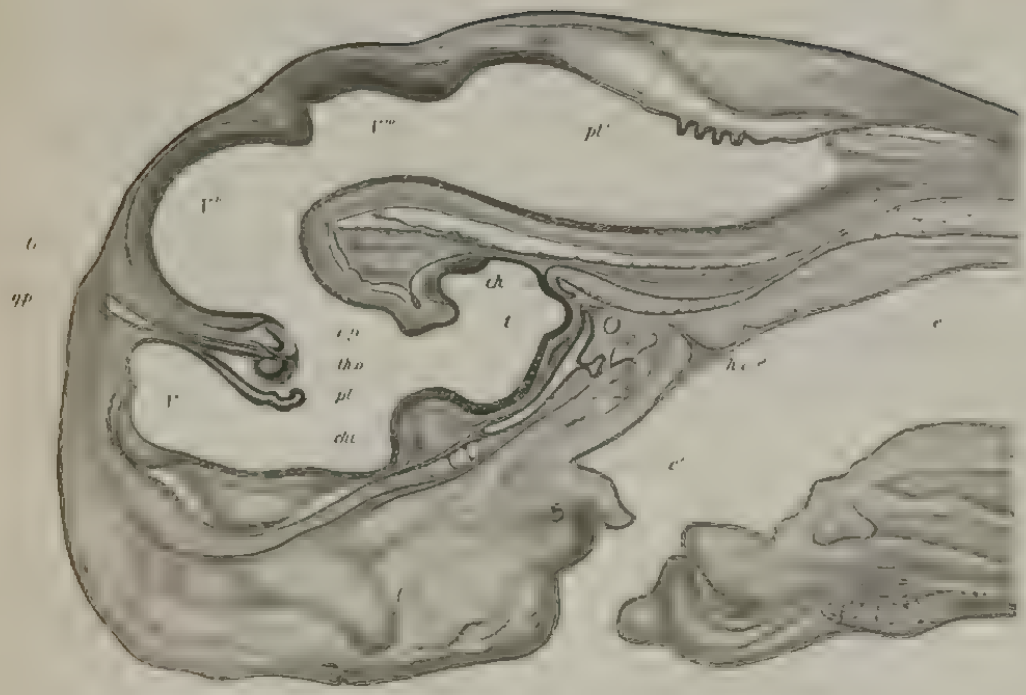


Fig. 8

Fig. 9

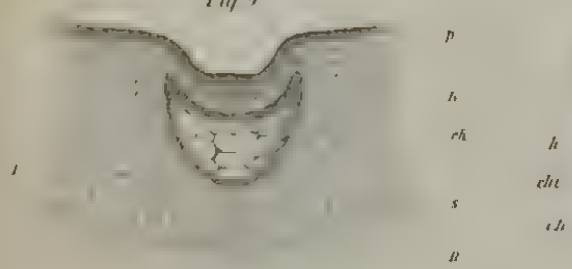


Fig. 11

Über den „pedicle of invagination“ und das Ende der Furchung von Planorbis.

Von

Carl Rabl.

Mit Tafel XXIX.

Die Zuversicht, mit der Fol in seiner Abhandlung über Pulmonaten-Entwicklung auftritt, hat mich veranlasst, eine genaue Nachuntersuchung der Planorbis-Entwicklung anzustellen. Das Resultat derselben ist, dass ich in allen Punkten, in denen sich Fol's Abhandlung und die meinige berühren, meine früheren Angaben im vollsten Umfange aufrecht halte.

Nur zwei Punkte, — in denen sich übrigens Fol's Angaben mit den meinigen nicht berühren —, sind es, in Betreff deren ich mich zu ergänzen und zu berichtigen habe. Der eine betrifft den »pedicle of invagination«, über welchen zuerst Ray Lankester Untersuchungen angestellt hat, der andere das Ende der Furchung. Ich hoffe, dass diese Bemerkungen eine, wenn auch nicht sehr wichtige, so doch nicht ganz uninteressante Ergänzung meiner größeren Abhandlung bilden werden.

Ray Lankester giebt an, dass der Enddarm seinen Ursprung aus einem »pedicle of invagination« nehme, welcher als Rest der Einstülpungsöffnung anzusehen sei. Er sagt: The orifice of invagination »closes up, and the pedicle so formed becomes the rectum«[1]. Ich habe dies in meiner Abhandlung bestritten.

Dieser »pedicle of invagination« wird beschrieben als ein »delicate

[1] »On the development of the pond-snail«. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. XIV, N. S. 1874.

pedicle of tissue« und soll sich von der Stelle oder dem Fleck (spot), an dem sich die Einstülpungsöffnung geschlossen hat, bis zu den vergrößerten Entodermzellen (den von mir sogenannten Eiweißzellen) hin erstrecken.

Ich will zuerst die Abbildungen, die Ray Lankester von diesem »pedicle of invagination« giebt, besprechen. Der jüngste Embryo, der ihn zeigt, ist auf Taf. XVII Fig. 1 abgebildet; aber das Gebilde, das hier als »pedicle of invagination« in Anspruch genommen wird, ist entweder die Schalendrüse oder der Ösophagus. Ich kann mich eben an dieser Zeichnung nicht zurechtfinden. Das, was als Mund bezeichnet wird, ist eine einfache Ektodermverdickung. Jedenfalls hat der Embryo schon eine ziemlich hohe Entwicklungsstufe erreicht, da das Entoderm schon zweilappig ist und fast überall deutlich vom Ektoderm absteht. Der nächste Embryo mit einem »pedicle of invagination« entspricht ungefähr meinem Stadium Fig. 23; dieser Embryo hat einen deutlichen Enddarm, der von Ray Lankester wieder als »pedicle of invagination« bezeichnet wird. Fig. 11 stellt einen Embryo dar, der, wie Ray Lankester selbst bemerkt, sich nicht normal entwickelt hat. Fig. 17 entspricht ungefähr meiner Fig. 24. Der »pedicle of invagination« ist der Enddarm. Alle anderen Embryonen, welche den »pedicle« zeigen, stammen aus der Periode der Heteropleurie.

Die Stadien, welche unmittelbar nach dem Einstülpungsstadium folgen und durch deren Beobachtung allein die Frage nach dem »pedicle of invagination« hätte entschieden werden müssen, hat Ray Lankester nicht beobachtet. Auf Taf. XVI bildet er zwar einen ziemlich jungen Embryo ab, versieht ihn aber nicht mit einem »pedicle of invagination«. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass Ray Lankester, wenn er an ihm etwas beobachtet hätte, was auf die Existenz eines »pedicle« hätte schließen lassen, dies wohl in die Figur eingetragen haben würde.

Wenn ich nun auch den Text der Ray Lankester'schen Abhandlung in Betracht ziehe, finde ich darin gleichfalls keinen strengen Beweis dafür, dass der »pedicle of invagination« wirklich ein »pedicle of invagination« sei, dass er, mit anderen Worten, als Rest der Einstülpungsöffnung angesehen werden müsse. Denn mit der einfachen Bemerkung: the orifice of invagination closes up, and the pedicle so formed, is the pedicle of invagination, — werden so wichtige Fragen nicht erledigt. Auch ist darauf zu achten, dass die

Einstülpungsöffnung sich nicht an einer eng umschriebenen Stelle, sondern fast längs der ganzen Bauchseite schließt.

Ich will nun meine Beobachtungen über diesen Gegenstand aus einander setzen. Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die Frage durch eine, wenn auch noch so aufmerksame Beobachtung der Embryonen in toto nicht zu erledigen ist, ging ich daran, Schnitte anzufertigen. Die jüngsten Embryonen, die ich zu diesem Zwecke[1] geschnitten habe, standen ungefähr mitten inne zwischen den Embryonen von Fig. 20 und 21 meiner Abhandlung. Es war noch keine Spur einer Schalendrüse vorhanden. Die Embryonen hatten im gehärteten Zustande eine Länge von 0,12—0,13 mm und meine dünnsten Schnitte haben eine Dicke von $^1/_{160}$—$^1/_{170}$ mm.

Fig. 10 Taf. XXIX giebt einen aus mehreren etwas schiefen Schnitten kombinirten und ein wenig schematisirten Sagittalschnitt durch einen solchen Embryo. Der Ösophagus besteht, wie ich schon in meiner Abhandlung erwähnt habe, aus kleinen, von außen nach innen gerückten Cylinderzellen; die Darmhöhle (*D*) ist rundlich und wird fast überall von Eiweißzellen begrenzt; nur hinten befinden sich einige wenige körnchenreiche, prismatische Zellen, von denen ein solider Strang ähnlich körnchenreicher Zellen (*i*) bis an die Haut reicht: die Ektodermzellen sind daselbst etwas höher, als an den anderen Stellen (*e*). Oberhalb dieser Stelle befindet sich das, durch nichts ausgezeichnete Schalenfeld (*sf*). Die Zellen dieser Gegend werden später höher, stülpen sich ein und führen zur Bildung der Schalendrüse. Ich besitze eine gute Horizontalschnittserie durch einen etwas älteren Embryo, an der dieser Process sehr gut zu sehen ist.

Die Figuren 6—9 sind sehr getreu nachgezeichnete Querschnitte durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 10; nur Fig. 7 ist einer Serie durch einen Embryo entnommen, der ein klein wenig älter war und sich in zwei später zu erwähnenden Punkten von dem früheren unterschied. Die Linie *ab* (Fig. 10), giebt die Richtung der Schnitte der Figuren 6, 7 und 8, die Linie *cd* diejenige des Schnittes der Figur 9 an.

Den Schnitt Fig. 6, den zweiten einer Serie, habe ich nur desshalb abgebildet, weil er den Ösophagus (*oe*) und ein eigenthümliches Verhalten des vorderen Theiles der beiden Mesodermstreifen

---

[1] Um die Existenz des Mesoderms während der Einstülpung zeigen zu können, habe ich auch durch viel jüngere Embryonen Schnitte angefertigt.

zeigt, das, wie ich glaube, einige Wichtigkeit besitzt. Rechts ist der Embryo etwas weiter hinten getroffen als links, wie aus den zwei Anschnitten von Eiweißzellen hervorgeht. Jeder Mesodermstreif besteht hier aus zwei Platten, welche durch einen Spalt von einander getrennt sind und von denen sich die eine an die Haut (Hautplatte), die andere an den Darm (Darmplatte) anlegt. Damit ist der sicherste Beweis für die Richtigkeit meiner Angabe geliefert, dass die Ösophagusmuskulatur vom vorderen Abschnitte der Mesodermstreifen stammt.

Der nächste Schnitt (Fig. 7) ist der dritte einer anderen Serie. Der Darm wird nur von Eiweißzellen begrenzt; die Scheitelplatte (*Sp*) besteht aus zwei, je vier Zellen breiten Lappen; die Mesodermzellen sind symmetrisch vertheilt.

Fig. 8 stellt den fünften Schnitt durch einen Embryo aus demselben Laich dar, dem auch der Embryo, durch den die Schnitte 6 und 9 geführt wurden, entnommen war. Die Darmhöhle (*D*) wird fast überall von Eiweißzellen begrenzt; nur dorsalwärts sieht man zwei körnchenreiche Cylinderzellen. Die Zelle *N* auf der rechten Seite ist die vordere große Mesodermzelle, welche später zur großen Urnierenzelle wird. Die betreffende Zelle der anderen Seite ist an dem vierten Schnitte derselben Serie zu sehen. Diese beiden großen Zellen findet man an allen Serien mit großer Leichtigkeit[1].

Der letzte Schnitt (Fig. 9), der achte einer Serie, ist für unsere Frage der wichtigste. Er zeigt die hintere kleinzellige Darmwand und den Strang körnchenreicher Zellen, dessen oben Erwähnung gethan wurde. Dieser Strang berührt das Ektoderm und zeigt weder an dieser, noch an einer andern Serie durch einen gleichalterigen Embryo ein Lumen. Die Ektodermzellen der betreffenden Stelle (*e*) sind höher und körnchenärmer, als die übrigen. Es ist aber keine Spur einer Einstülpung oder auch nur eines Spaltes im Ektoderm zu sehen. Zu beiden Seiten des erwähnten Stranges befinden

---

[1] Ich habe in diesem Frühjahr eine Untersuchung über Bithynia-Entwicklung begonnen und gefunden, dass auch hier die Urnieren aus durchbohrten Zellen bestehen. Die Gebilde, welche Bobretzky bei anderen Prosobranchiern als »äußere Urnieren« beschrieben hat, sind, wie ich vermuthet hatte, die Homologa der vacuolenhaltigen Seitentheile des Velums von Planorbis und haben mit den eigentlichen Urnieren nichts zu thun. Sie enthalten sehr große Vacuolen und stehen am Rücken mit einander in Verbindung. — Das obere Schlundganglion von Bithynia entsteht ganz ähnlich wie das von Planorbis. — Die Entodermzellen theilen sich in Cylinderzellen, Eiweißzellen und Dotterzellen.

sich Eiweißzellen. Zwischen Ektoderm und Entoderm sieht man jederseits mehrere große, körnchenreiche Mesodermzellen.

An einer Serie durch einen etwas älteren Embryo, der gleichfalls noch keine Spur einer Schalendrüse zeigte, sieht man von der Höhle des Mitteldarmes ein kurzes Divertikel in den Strang *i* eindringen, ohne dass dieses mit der Haut in Verbindung träte. Dieses Divertikel ist, wie eine Serie durch einen noch etwas älteren Embryo zeigt, nichts Anderes als die Anlage des Enddarmes. Ein zweiter Umstand, durch den sich der ersterwähnte Embryo, dem auch der Schnitt von Fig. 7 entnommen ist, unterschied, bestand in einer ganz minimalen Einbuchtung des Ektoderms an der Stelle, wo der Strang *i* die Haut berührt. Diese Einbuchtung verschwindet später wieder und ist ohne alle Bedeutung; sie mag vielleicht nur ein individuelles Vorkommnis sein.

Die kleinen Entodermzellen an der hinteren Darmwand proliferiren später ventralwärts und noch etwas später dorsalwärts und erzeugen die in meiner Abhandlung erwähnte kleinzellige Darmplatte.

Bevor ich nun auf die Art und Weise, wie die beschriebenen Vorgänge aufzufassen sind, näher eingehe, will ich einige Worte über das Verhalten des Mesoderms sagen. Die Gestalt der beiden Mesodermstreifen, wie sie Fig. 27 meiner Abhandlung zeigt, wird man an Querschnitten vergeblich im Detail wieder zu erkennen suchen. Dazu sind eben Flächenbilder nothwendig. Nichtsdestoweniger scheint es mir in Anbetracht des in Fig. 9 abgebildeten Schnittes, so wie mehrerer anderer, nicht unwahrscheinlich, dass die hintere große Mesodermzelle (Mutterzelle oder »Urzelle« des Mesoderms) sich schon verhältnismäßig frühzeitig theile und dass ich in späteren Stadien nur den Hauptstreifen des Mesoderms und nicht auch die vielleicht vorhandenen Nebenstreifen gesehen habe. Ich habe mich bemüht, mir darüber Gewissheit zu verschaffen, habe aber bisher noch zu keinem sicheren Resultate gelangen können. Diese Dinge sind eben sehr schwer zu sehen, und die dichtgedrängten Ektodermzellen verdecken mehr oder weniger die Verhältnisse des Mesoderms. Der vordere Abschnitt der beiden Mesodermstreifen, mit der späteren Urnierenzelle als Ausgangspunkt, ist aber ganz gewiss jederseits nur in einfacher Zahl vorhanden und ich habe mich durch Zerzupfen guter, gefärbter Präparate auch neuerdings wieder von der vollkommenen Richtigkeit meiner Abbildung überzeugt.

Auch bei anderen Thieren kommt es vor, dass am hinteren Ende

der Mesodermstreifen schon frühzeitig mehrere große Zellen gelegen sind, von denen nach vorn einfache Zellreihen ausgehen. Dies habe ich z. B. an Nephelis-Embryonen gesehen.

Ein anderes nicht uninteressantes Verhalten des Mesoderms besteht in der Theilung seines vordersten Endes in Haut- und Darmplatte, auf welche schon oben aufmerksam gemacht wurde.

Nun zur Frage: »Ist der Strang *i* (Fig. 9 und 10) als ‚pedicle of invagination' aufzufassen?« — Ich bin der Ansicht, dass man sich die Verhältnisse folgendermaßen zurecht zu legen habe:

In dem der Einstülpung vorhergehenden Stadium (Fig. 5) besteht das Entoderm aus zehn Zellen, vier kleinen und sechs großen. Alle diese Zellen theilen sich und das Entodermzellenfeld stülpt sich in sagittaler Richtung ein. Die Abkömmlinge der sechs großen Zellen und vielleicht auch einige der vier kleinen nehmen Eiweiß auf und werden zu Eiweißzellen. Eine Anzahl von Abkömmlingen der kleinen Zellen erleidet aber diese Metamorphose nicht, sondern behält ihren Körnchenreichthum bei. Da nun das Entodermzellenfeld nach hinten nicht von großen, zu Eiweißzellen sich entwickelnden Elementen begrenzt wird, so müssen nach vollendeter Einstülpung die kleinen körnchenreichen Zellen eine Platte oder einen Strang bilden, der nicht bloß die Darmhöhle nach hinten begrenzt, sondern auch bis an die Haut reicht. Diese Auffassung wird noch dadurch unterstützt, dass der Strang *i* zu beiden Seiten von Eiweißzellen begrenzt ist und Anfangs kein Lumen besitzt.

Ich bin also nach wie vor der Ansicht, dass man von einem »pedicle of invagination« nicht sprechen dürfe; finde aber, dass ein Strang oder eine Platte existirt, aus welcher nicht bloß die Wand des Enddarmes, sondern auch die Cylinderzellen des Mitteldarmes ihren Ursprung nehmen [1].

Über das Ende der Furchung habe ich Folgendes zu bemerken.

---

[1] In meiner Notiz »in Sachen der Planorbis-Entwicklung« habe ich erwähnt, dass ich eine Schnittserie durch einen Embryo ohne Enddarm besitze. Obwohl ich die Schnitte gleich nach dem Schneiden numerirt habe und daher nicht zugeben konnte, dass ein Schnitt verloren gegangen sei, muss ich nun doch, so unerklärlich mir dieser unliebsame Zufall ist, annehmen, dass ein Schnitt und eigenthümlicherweise gerade derjenige, der den Enddarm zeigte, ausgefallen sei. — Alles, was ich sonst über Ray Lankester's Bemerkungen gesagt habe, gilt natürlich jetzt noch eben so wohl, wie früher.

Unmittelbar nach vollendeter Vierundzwanzigtheilung ist das Lageverhältnis der Zellen genau so, wie ich es auf Taf. XXXII, Fig. 12 *A* und *B* abgebildet habe. Die animalen Zellen $E_9 - E_{12}$ sind etwas körnchenreicher, als die Zellen $E_1 - E_4$. Die Kerne der vier vegetativen Zellen liegen excentrisch, wie dies auch meine Figur zeigt. Die Querfurche ist sehr lang. — Bald darauf rücken die Kerne in die Mitte der Zellen und die Querfurche wird kürzer. Sodann erzeugt die hinter der Querfurche gelegene große Zelle (Fig. 1 *m*) eine kleine Tochterzelle, welche genau in die Querfurche zu liegen kommt und sehr schwer zu sehen ist (i_4). Ist man aber einmal auf sie aufmerksam, so sieht man sie leicht, wenn man den Keim auf die Seite rollt. Eine Kernspindel habe ich in der Zelle *m* zwar nicht gesehen, aber ich habe mehrere Keime beobachtet, deren Zellen *m* und i_4 keinen deutlichen Kern und keine Spur eines Kernkörperchens zeigten, während die anderen drei vegetativen Zellen $i_1 - i_3$ sehr scharf umschriebene Kerne und Kernkörperchen hatten. Das deutet darauf hin, dass die Theilung so eben beendigt war. Auch die spätere Configuration am vegetativen Pol und der Umstand, dass die Zelle *m* auch später sich früher theilt, als die Zellen $i_1 - i_3$ lassen es vollkommen sicher erscheinen, dass die kleine Zelle i_4 von der Zelle *m* stammt. Die animalen Zellen haben sich noch nicht weiter getheilt und es besteht demnach der Keim aus fünfundzwanzig Zellen.

Noch bevor an den vegetativen Zellen eine weitere Veränderung vorgeht, strecken sich die in den Winkeln *m* und i_1 und *m* und i_3 gelegenen Ektodermzellen in die Länge und erzeugen die beiden kleinen Zellen, welche man auf den folgenden Figuren an der erwähnten Stelle findet. Ich habe aber dieses Stadium nicht gezeichnet, weil es von keiner besonderen Wichtigkeit ist.

Sodann nehmen die Zellen i_1, i_2 und i_3 eine birnförmige Gestalt an und treiben kleine Knospen am vegetativen Pol hervor. In jeder dieser drei Zellen sieht man eine schöne karyolytische Figur (Fig. 2). Auch an der animalen Seite findet eine Theilung statt. Vor Allem theilen sich die Zellen $E_9 - E_{12}$, Taf. XXXII Fig. 12 *A* meiner Abhandlung; darauf folgen die vier centralen Ektodermzellen. Die Configuration am animalen Pol bleibt aber bis zum Stadium mit zehn Entodermzellen wesentlich dieselbe, wie im Vierundzwanzigzellenstadium, und ich habe aus diesem Grunde, so wie, weil für die Ableitung der Zellen die vegetative Hälfte viel wichtiger ist, als die animale, die Keime nur von der vegetativen Seite abgebildet.

Demnach sind jetzt acht vegetative Zellen vorhanden; sieben davon sind Entodermzellen, eine ist Mesodermzelle. Alle diese Zellen haben scharf umschriebene Kerne und Kernkörperchen, die ich in meine Zeichnungen getreu eingetragen habe.

Bald darauf wird der Kern der Mesodermzelle m sehr undeutlich, ohne dass es mir gelungen wäre, eine deutliche Kernspindel zu sehen. Ich habe dieses Stadium in Fig. 3 abgebildet. Die Zelle selbst nimmt dabei an Breite zu und erscheint etwas heller als die anderen vegetativen Zellen.

Die Mesodermzelle m theilt sich nun in die zwei Zellen m_1 und m_2 Fig. 4. Vor der Zelle i_2 liegt eine kleine Ektodermzelle. In diesem Stadium, so wie in den Stadien Fig. 2 und 3, ist die hintere kleine Entodermzelle, welche der Zelle m (jetzt Zelle m_2) aufliegt, sehr blass und schwer zu sehen. Ihr Kern liegt über dem Kern der Mesodermzelle oder etwas vor demselben und es bedarf daher genauer Einstellung, um ihn zu sehen; übrigens kann man sich auch durch Rollen des Keimes von der Existenz dieser Zelle überzeugen. — Ich erwähne solche geringfügige Dinge nur, damit man sich bei einer etwaigen Nachbeobachtung darnach richten könne.

Nun theilen sich die drei großen Entodermzellen i_1—i_3 in je zwei Stücke und es folgt das in meiner Abhandlung Fig. 14 abgebildete Stadium.

Sodann rücken, wie ich schon damals erwähnt habe, die beiden Mesodermzellen in die Tiefe und gelangen in die Furchungshöhle. Es ist mir gelungen, mehrere Keime gerade im Augenblick des Hineinschlüpfens dieser Zellen zu ertappen, und ich habe es mir nicht versagen können, davon in Fig. 5 ein Bild zu geben. Wenn man einen solchen Keim auf die Seite rollt, sieht man an der Stelle, wo die Mesodermzellen in die Tiefe rücken, eine Einbuchtung.

Der Unterschied gegen meine frühere Darstellung liegt also wesentlich darin, dass die Sonderung der dreierlei Zellen des Keimes nicht im Stadium von vierundzwanzig, sondern in dem von fünfundzwanzig Zellen vollendet ist.

Was das von mir auf Taf. XXXII, Fig. 13 abgebildete Furchungsstadium betrifft, so konnte ich dasselbe nicht wieder auffinden. Da ich aber eines der Präparate, welche dieses Bild zeigten, mehr als ein Jahr lang aufbewahrt und wiederholt aufmerksam untersucht hatte, kann ich nicht annehmen, dass ich zwei von den kleinen Entodermzellen übersehen hatte, sondern komme vielmehr zu dem

Schlusse, dass sich die betreffenden Keime, wie dies überhaupt bei Gastropodenkeimen gar nicht selten vorkommt, nicht normal abgefurcht hatten. Ich habe mich daher, einmal auf solche Unregelmäßigkeiten aufmerksam, jedes Mal dadurch von der normalen Entwicklungsweise überzeugt, dass ich die in den Laichen zurückgebliebenen Keime noch durch einige Tage verfolgte. Überdies habe ich von den wenigen, hier beschriebenen Stadien nahezu sechzig Präparate angefertigt.

Die Keime von Planorbis corneus sind etwas reicher an Dotter als die von Planorbis marginatus und carinatus und in Folge dessen scheint auch die Furchung vom Vierundzwanzigzellenstadium an eine geringe Modifikation zu erleiden. Ich habe dieselbe allerdings nicht mit hinlänglicher Genauigkeit Zelle für Zelle über dieses Stadium hinaus verfolgt, glaube mich aber doch überzeugt zu haben, dass die centralen Entodermzellen hier größer sind, als bei Pl. marginatus.

Die Ableitung der Furchungszellen, so wie sie sich jetzt ergiebt, scheint mir ein doppeltes Interesse zu besitzen: erstens mit Rücksicht auf die Schnecken selbst und zweitens mit Rücksicht auf die übrigen Bilaterien. Was den ersten Punkt betrifft, so wird man sich bei der Untersuchung der Entwicklung dotterreicher Eier die Möglichkeit vor Augen halten müssen, dass die centralen Entodermzellen die peripherischen nicht bloß, wie dies bei Pl. corneus der Fall zu sein scheint, an Größe erreichen, sondern sogar übertreffen. Und was den zweiten Punkt betrifft, so ist es von Interesse zu sehen, dass sich die Mesodermzellen früher von den Ektodermpartikelchen als von den Entodermpartikelchen vollständig befreien.

Wenn wir bei Planorbis nicht das Schicksal jeder Zelle mit solcher Sicherheit wüssten, würden wir in dem Fig. 14 meiner Abhandlung abgebildeten Stadium das ganze Zellenfeld am vegetativen Pol (zehn Entoderm- und zwei Mesodermzellen) als »primäres Entoderm« bezeichnen müssen, aus welchem Entoderm und Mesoderm hervorgehen. Nun denken wir uns statt zwölf Zellen etwa acht Mal so viel, also 96, bei entsprechender Vermehrung der Ektodermzellen, und denken wir uns diese 96 Zellen nicht in einfacher, sondern in doppelter und dreifacher Schicht über einander liegend, so haben wir ungefähr die Verhältnisse, wie sie sich nach E. VAN BENEDEN's Untersuchungen beim Kaninchen finden. Die Entodermzellen ändern ihren Charakter auch bei Planorbis früher, als die Mesodermzellen: ähnlich ist dies beim Kaninchen (vgl. VAN BENEDEN, Taf. VI Fig. 2). — Wenn — unserer Annahme zufolge — statt zwei etwa

sechzehn Mesodermzellen verhanden wären, würde in den ersten Stadien der Mesodermentwicklung die seitliche Symmetrie desselben kaum scharf zur Geltung kommen können. Erst später, wenn jede der beiden, aus acht Zellen bestehenden Hälften proliferirte, würde die Symmetrie des Mesoderms deutlich hervortreten müssen, weil dasselbe die Form eines nach vorn offenen Halbmondes oder Hufeisens annehmen müsste. Dieses Stadium würde dem Stadium IX VAN BENEDEN's entsprechen; meinem Stadium Fig. 19 bei Planorbis.

Dies soll bloß zeigen, wie gut die Untersuchungen VAN BENEDEN's zu den Befunden an wirbellosen Bilaterien stimmen.

Wien, Ende April, 1880.

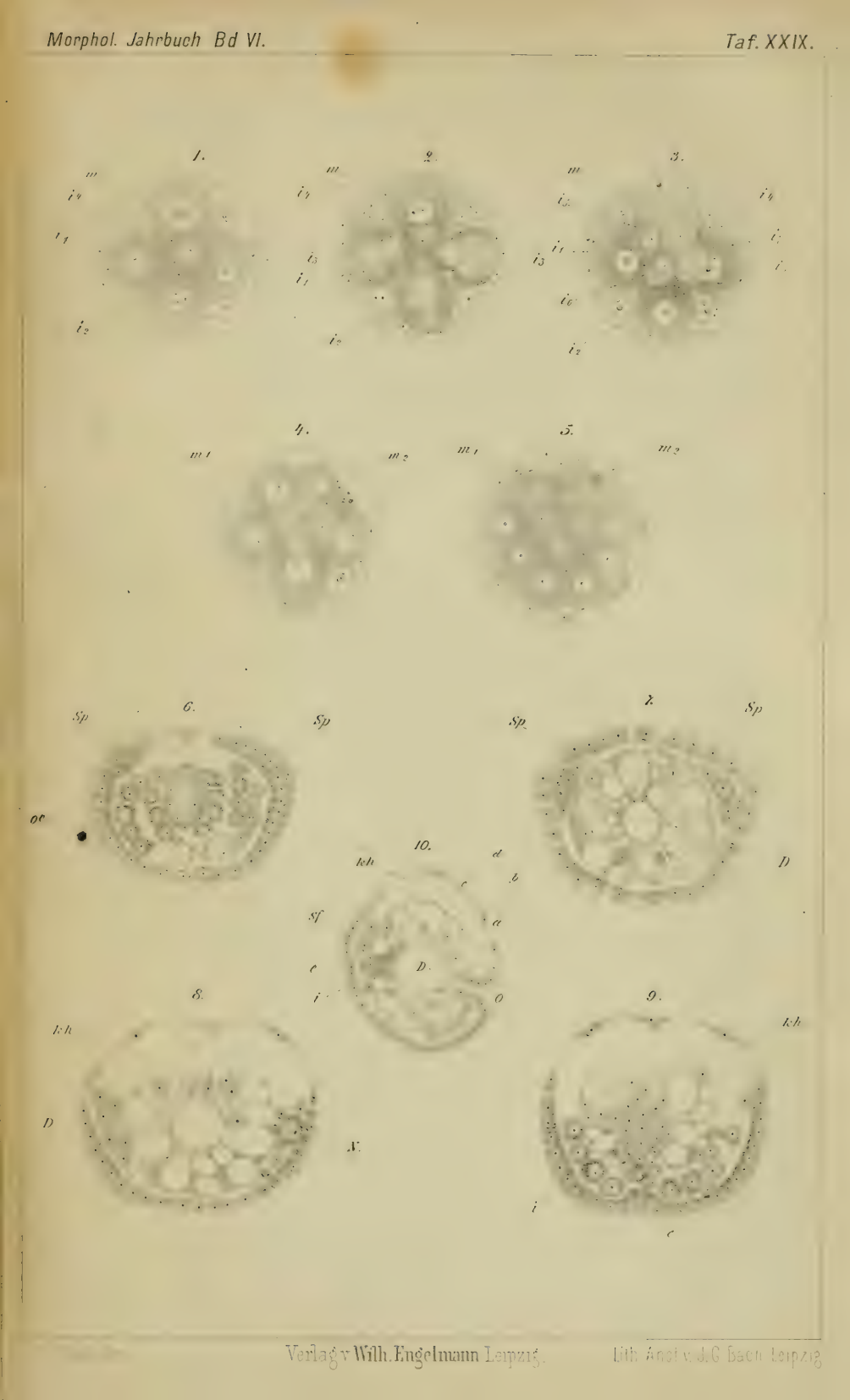
Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIX.

Fig. 1—5. Furchungsstadien von Planorbis marginatus. Vergr. circa 250. *m* Mesodermzellen, *i* Entodermzellen. Das Andere ergiebt sich aus dem Texte.

Fig. 6—9. Querschnitte durch Embryonen von Planorbis marginatus, ohne Spur einer Schalendrüse. Vergr. 270. *Sp* Scheitelplatte; *oe* Ösophagus; *D* Darmhöhle; *kh* Kopfhöhle; *N* große Urnierenzelle; *i* kleinzelliges Entoderm; *e* hohe Ektodermzellen; *sf* Schalenfeld; *o* Mund; *ab* Richtung der Schnitte 6, 7 und 8; *cd* Richtung des Schnittes 9.

Fig. 10. Schematisirter Sagittalschnitt. Vergr. 230.



Verlag v Wilh. Engelmann Leipzig. Lith Anst v d.G Baer Leipzig

Über die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotls.

Von

R. Wiedersheim,

a. o. Professor in Freiburg i. B.

Mit Tafel XXX.

Den Notizen Hyrtl's und Born's so wie meinen eigenen Beobachtungen über ein doppeltes Os centrale tarsi habe ich heute einige Resultate meiner Studien anzufügen, die ich im Laufe der letzten Wochen über das Weismann'sche Amblystoma (umgewandelter Axolotl) gemacht habe. Ich werde mich über dieses Thema in einer andern Arbeit aussprechen und für jetzt nur auf die Hand- und Fußwurzel des Axolotl, den ich zum Vergleich herbeiziehen musste, etwas näher eingehen.

Unter sechs von mir untersuchten ausgewachsenen Exemplaren fand ich nur bei einem einzigen (Fig. 1 *c*) beiderseits ein einfaches Centrale carpi, während dasselbe bei den übrigen theils auf einer, theils auf beiden Seiten doppelt, oder gar dreifach vorhanden war (Fig. 3, 5 *ccc'*). Was den letzteren Fall betrifft, so zeichnete er sich noch weiter dadurch aus, dass bei enorm verdicktem erstem Mittelhandknochen fünf Carpalia vorhanden waren, während andererseits das Radiale und Ulnare mit den anstoßenden Knorpelapophysen der betreffenden Vorderarmknochen verwachsen waren (Fig. 5 *ru*). Bei diesem Carpus liegen die drei Centralia (*ccc*) in einer Querreihe, wogegen wir bei Fig. 4 nur zwei Centralia (*cc*) in der Querachse und das dritte, eben vom Intermedium sich abschnürende Centrale (i^1) hinter (proximalwärts) diesen gelagert finden. Interessant ist namentlich auch Fig. 2, wo die Abspaltung zweier

Centralia nicht vollständig ist, indem beide (*cc'*) durch eine Knorpelbrücke zusammenhängen.

Durch diese Beobachtungen über ein doppeltes oder gar dreifaches Os centrale wird der Axolotl in die Reihe jener ostasiatischen Salamandriden gestellt, an denen ich vor einigen Jahren zum ersten Mal (Morph. Jahrb. II) ein doppeltes Os centrale carpi nachzuweisen vermochte.

Was den Tarsus anbelangt, so habe ich unter sechs untersuchten Exemplaren nur zwei Mal ein einfaches Centrale (Fig. 6 *c*) aufgefunden; bei den übrigen (Fig. 7 *g*) war es doppelt vertreten oder es waren gar Andeutungen vorhanden, dass das eine von den beiden (Fig. 10 c^1) sich noch einmal abzuschnüren im Begriffe stand. Bei Fig. 8 ic^1 scheint es zur Bildung von drei Centralia durch Theilung des Intermedium kommen zu wollen. Merkwürdig ist, dass die Centralia theils in der Längs- theils in der Querachse des Tarsus gelegen sind. Aber nicht allein in ihrer Lagerungsweise, sondern auch in ihrer Form und Größe treten uns gerade wie auch bei allen übrigen Tarsal- und Carpalknochen die allergrößten Verschiedenheiten entgegen.

Diese Vielheit der Centralia im Carpus und Tarsus weist dem Axolotl eine in der Stammesgeschichte der geschwänzten Amphibien sehr weit zurückliegende Stellung an und nähert ihn einerseits den ostasiatischen Salamandriden, andererseits den Derotremen (Menopoma, Cryptobranchus).

Das ungemein häufige Vorkommen eines mehrfachen Centrale deutet überdies darauf hin, dass die Zeit vielleicht noch gar nicht weit hinter uns liegt, in der jeder Axolotl constant ein doppeltes oder dreifaches Os centrale besessen hat. Es wäre interessant bei den Larven der amerikanischen Amblystomen hierüber Beobachtungen anzustellen.

Freiburg i. B., im Juni 1878.

Fig. 1.

Fig. 2.

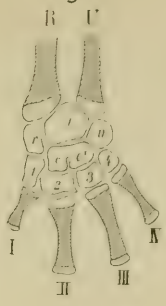


Fig. 3.

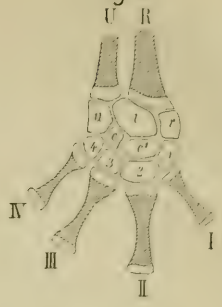


Fig. 4.

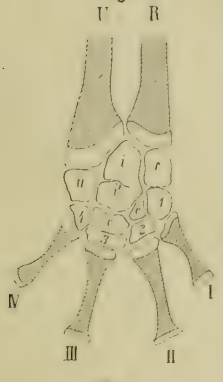


Fig. 5.

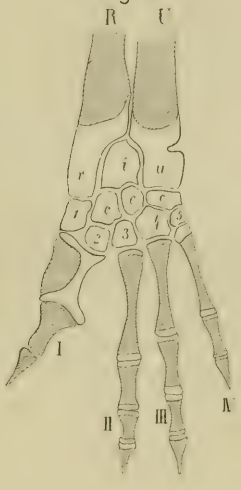


Fig. 6.

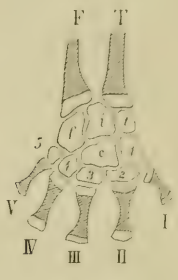


Fig. 7.

Fig. 8.

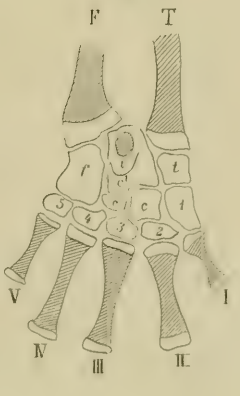


Fig. 9.

Fig. 10.

Wiedersheim del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXX.

Fig. 1—5. Rechter und linker Carpus vom Axolotl.
Fig. 6—10. Rechter und linker Tarsus vom Axolotl.

u Ulnare.
r Radiale.
i Intermedium.
cc' Centralia.
1—5 Carpalia resp. Tarsalia.
t Tibiale.
f Fibulare.

Was schraffirt ist, bedeutet Knochen, die knorpeligen Theile sind weiß gelassen.

Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus.

Von

C. Gegenbaur.

Das Vorkommen einer Vermehrung der Endglieder der Gliedmaßen, überzählige Finger und Zehen darstellend, ist in alter wie neuer Zeit so vielfach beobachtet, zum Theile auch in seinen so überaus mannigfaltigen Befunden so genau untersucht worden, dass zu einer Darstellung jener Erscheinung in ihrem allgemeinen thatsächlichen Verhalten kein Bedürfnis vorliegt. Dagegen ist die Auffassung jener Fälle, die Deutung, die man ihnen giebt, um sie damit dem Verständnisse näher zu bringen, noch heute keineswegs eine allseitig angenommene, und wir begegnen auch hier einem Widerstreit der Meinungen und Urtheile. Es ist nur naturgemäß, dass dieser Antagonismus unter dem Einflusse der wissenschaftlichen Zeitfragen steht, und dass demzufolge die Einen jene Erscheinung als eine bloße Missbildung ansehen, als eine Monstrosität per excessum, während die Anderen in ihr eine tiefere Bedeutung finden und sie vom Standpunkte der Descendenztheorie als Wiederholung einer primitiveren Organisation, als Rückschlag in einen Urzustand, mit einem Worte: als Atavismus betrachten.

Beim ersten Blicke erscheint die letztere Auffassungsweise als die an sich werthvollere, denn sie versucht Beziehungen herzustellen, ein, als Missbildung betrachtet, isolirt stehendes, d. h. eben nur an andere »Abnormitäten« sich anreihendes Faktum in den Kreis verständlicher Erscheinungen zu ziehen. Das ist aber vorerst nur Bestrebung und es bedarf die Sache jedenfalls genauerer Prüfung, bevor das Urtheil ein endgültiges sein kann. Letzteres gilt auch

von der anderen Meinung. Sie erscheint einfacher, da sie nicht andere Zustände voraussetzt, und keine Kombination zu Hilfe zu nehmen braucht. Ob das ein Vorzug ist, wird aber durch die Erwägung zweifelhaft, dass der Begriff der »Abnormität nichts« Positives involvirt. Es wird vor Allem gegen den Atavismus ein gültiger Beweis erst auf dem Boden der Entwicklungslehre selbst zu gewinnen sein.

Das im Verhalten der bezüglichen Objekte in den Vordergrund tretende Zahlenverhältnis giebt Anlass zur Unterscheidung zweier Kategorien. Wenn wir, wie billig, annehmen, dass bei den Säugethieren die Fünfzahl in Fingern und Zehen normal nicht überschritten wird, so wird die Polydactylie in jenen Abtheilungen, deren Finger- oder Zehenzahl je fünf beträgt in anderen Beziehungen erscheinen als in jenen Abtheilungen, deren Finger- oder Zehenzahl geringer als fünf ist; im letzteren Falle kann die Polydactylie die Zahl auf fünf vervollständigen.

Die ersterwähnte Kategorie findet sich vorwiegend beim Menschen vertreten, zum mindesten hier am häufigsten beobachtet. Die Vermehrung betrifft eine verschieden große Zahl von Fingern oder Zehen bis zu anscheinender Verdoppelung und trifft sich bald an dem einen bald an dem andern Seitenrande der Hand oder des Fußes ausgeprägt. Bei Gelegenheit der Beschreibung einiger Fälle wird von Rüdinger angegeben (Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans etc. München 1876), dass solche Fälle als Verdopplungen und damit als Missbildungen aufzufassen seien. »Diese Bezeichnung ist doch gewiss näher liegend und leichter zu begründen, als die Annahme Darwins, nach welcher der Polydactylismus eine atavistische Erscheinung sein soll.« Die Begründung sucht jedoch Rüdinger dadurch zu geben, dass er Darwin's Angaben über die Wiedererzeugung amputirter überzähliger Finger bestreitet. Darwin sieht in diesen überzähligen Gebilden einen niederen, gewissermaßen embryonalen Zustand, in welchem diese Gebilde, ähnlich wie das bei den Gliedmaßen niederer Wirbelthiere (Amphibien) der Fall ist, nachdem sie zu Verluste gegangen, wieder hervorsprossen. Wenn die von Darwin in dieser Beziehung gesammelten Thatsachen, über die er selbstverständlich kein eigenes Urtheil haben konnte, richtig sind, so ist gewiss die darauf gestützte Annahme nicht zu verwerfen. Diesen Angaben gegenüber stellt Rüdinger eine von deutschen Chirurgen ihm mitgetheilte große Anzahl von Fällen, in denen nach stattgefundener Amputation des überzähligen Gliedes keine Regeneration erfolgt war, und

glaubt damit die atavistische Deutung jener Gebilde genügend widerlegt zu haben. Das wäre in der That der Fall, wenn Darwin seine Deutung *ausschliefslich* auf das Vorkommen jener Regeneration gestützt hätte, und wenn zu dem Begriffe eines atavistischen Organes nothwendig der Besitz des Reproduktionsvermögens gehöre, was anzunehmen noch Niemandem eingefallen ist. Finger oder Zehen können so gut wie andere Organe atavistischer Natur sein, ohne dass sie eine Spur jenes Reproduktionsvermögens im Falle des Verlustes kundgeben. Die Rüdinger'sche Argumentation erscheint uns daher nicht auf dem richtigen Wege.

Auch wenn der Verfasser glaubt, mit der Deutung als »Missbildung« oder »Abnormität« sei mehr als eine bloße Bezeichnung des Falles gewonnen, so ist er im Irrthume, da ja die atavistische Erscheinung selbst eine »Abnormität« ist, und mit der »Missbildung« eben gar nichts erklärt wird. Mit der Aussage, dass diese oder jene Deutung näher liege wird ebenfalls nichts erwiesen. Es werden daher ganz andere Gründe als die an jenem Orte geltend gemachten aufgesucht werden müssen.

Betrachten wir zunächst die Frage, um die es sich handelt, etwas näher, so ist vor Allem der Atavus ins Auge zu fassen, auf welchen jene Überzahl von Fingern zu beziehen ist. Dann wird geprüft werden müssen ob der Befund, unter welchem der Rückschlag sich äußert, jene Beziehbarkeit zulässt. Was den ersten Punkt betrifft, so hat schon Darwin den polydactylen Atavus als sehr weit zurückliegend sich vorgestellt. In der That dürfen jene Formen der Gliedmaßen weder bei Reptilien noch Amphibien, die heute noch lebenden näher standen, gesucht werden, sondern weit unter diesen, im Bereiche der Fische oder auch fossilen Reptilien, wie die Enaliosaurier. Unter den Fischen sind es nur die Selachier, Chimaera oder Ceratodus, welche in Betracht kommen könnten, da in ihren Gliedmaßen eine die Fünfzahl überschreitende Summe von solchen Skeletelementen besteht, welche von den Amphibien an aufwärts zu Fingern oder Zehen umgestaltet erscheinen. Unter den Enaliosauriern sind es die Ichthyosauri, welche polydactyl waren. Der unendlich weite Weg, der von jenen Fischen an bis zu den Säugethieren hinführt, ein Weg auf dem selbst die in der Vererbung konservirten Skelettheile der Gliedmaßen sich so außerordentlich umgestalteten, dass bestehende Homologieen bis in die neueste Zeit verkannt worden sind, und sogar heute noch nicht allgemein anerkannt werden, dieser weite Weg lässt es kaum wahrscheinlich erscheinen, dass die

Polydactylie von Säugethieren da ihre Quelle habe. Anscheinend etwas näher liegen die Ichthyosaurier. Aber diese finden sich in einer vom Säugethierstamme bereits divergenten Differenzirungsrichtung der Organisation. Jedenfalls sind, selbst bei der Annahme polydactyler Formen als Vorfahren der Säugethiere, die Gliedmaßen jener nur in Zuständen denkbar, welche von denen der Säugethiere weit entfernt sind.

Was den zweiten Fragepunkt betrifft, die Befunde, unter welchen die Polydactylie erscheint, so ist vor Allem bemerkenswerth, *dass an den überzähligen Theilen sowohl äußerlich wie in den Skeletbildungen eine Wiederhohlung des Typus sich ausgeprägt zeigt, den sonst die Enden der Gliedmaßen als Finger oder Zehen an sich tragen.* Man sollte aber erwarten, dass die beim Atavismus sich aussprechende Reproduktion eines weiter zurückliegenden niederen Zustandes auch im Produkte zu erkennen sei. Die Polydactylie niederer Wirbelthiere besteht ja, so weit wir sie kennen, — und wir können hier doch nur von Bekanntem sprechen, — nicht etwa darin, dass anstatt der fünf Finger, wie sie der Mensch besitzt, eine größere Anzahl ähnlich gestalteter Finger an einer Hand aufgereiht ist. Sie beeinflusst das gesammte Gliedmaßenskelet, hängt mit der Gestaltung der gesammten Gliedmaße und von da aus wiederum mit dem Verhalten des Gesammtorganismus aufs innigste zusammen. So wenig wir uns jene polydactylen Gliedmaßen in die pentadactyle umgestaltet vorstellen können, ohne dass wir dabei bedeutende Änderungen der Verhältnisse der gesammten Gliedmaße annehmen, eben so wenig vermögen wir das plötzliche Auftauchen eines Theiles jenes alten Formzustandes uns vorzustellen, ohne dass dabei, dem Gesetze der Korrelation gemäß, auch die andern Theile der Gliedmaße beeinflusst würden, und in der einen oder der andern Weise atavistisch afficirt erschienen. Man müsste annehmen, dass das unendlich lange Zeit latent gebliebene Moment der Vererbung in seiner neuen Offenbarung nur das Typische wiederhole, und jede specielle Ausführung der Reproduktion dem inzwischen vom Organismus erworbenen Zustande sich anpassen lasse. Das Typische läge dann in der Existenz einer Reihe von Skeletstücken, das sekundär Angepasste fände sich in der Ausbildung jener zu ganz bestimmten Knochentheilen: Phalangen, Metacarpalien und Carpalien vor. Diese Ausbildung wäre unter der Herrschaft des höheren Organismus entstanden, in welchem eben der Atavismus zum Vorschein kam. Ich weiß nicht ob eine solche Auffassungsweise einige Berechtigung hat.

Das aber ist mir gewiss, dass jene Anpassung des atavistischen Theiles an die übrige Gliedmaße nicht in der Art vorkommt, dass aus dem Ganzen ein auf einen niederen Zustand beziehbares Gebilde entstünde. Wir sehen da die überzähligen Finger oder Zehen auf alle nur denkbare Art mit der Hand oder dem Fuße in Zusammenhang, und sie selbst wieder in Anzahl verschieden. Bald ist es der äußere bald der innere Rand, welcher die überzähligen Stücke trägt. Auch in der Reihe selbst kann die Theilung eines Fingers vorkommen. Wo nicht digitale Spaltung besteht, oder der überzählige Finger nur einen rudimentären Anhang bildet, da trifft sich gewöhnlich auch im Carpus oder Tarsus eine Vermehrung der Skeletelemente. Die Anordnung dieser Stücke verweist aber niemals auf niedere Zustände, selbst da nicht, wo die überzähligen Stücke jenes Gliedmaßenabschnittes die ihnen sonst zukommende specifische Gestaltung nicht besitzen. Mir scheint auf diese Verhältnisse großes Gewicht gelegt werden zu müssen; sie sind bedeutungsvoll nach einer zweifachen Richtung. Erstlich geht daraus hervor, dass die neue Erscheinung *keine Beziehung auf irgend einen bestimmten niederen Zustand* in sich trägt. Denn bestände eine solche Beziehung, so könnte das atavistische Gebilde nicht bald da bald dort anftreten. Aus einem früheren Zustande wiederkehrende Einrichtungen können doch sicherlich nur an der Stelle sich finden, wo sie der Atavus besaß. Die des Zugeständnisses einer Wanderung benöthigende Annahme des Atavismus würde darin keine Stütze finden, vielmehr sich dadurch als auf schwachen Füßen stehend erweisen. Zweitens lassen jene polydactylen Zustände die Vermehrung nur bis in den Carpus oder Tarsus verfolgen. Proximal fortgesetzt schließt sich die beim Menschen meines Wissens allerdings noch nicht beobachtete, aber bei Thieren vorkommende Duplicität der Gliedmaße an, und damit tritt der Zustand selbstverständlich aus dem Bereiche der Deutung als Atavismus. Wir haben also hier nur die proximal bis zu Carpus oder Tarsus gehende Vermehrung der Endglieder zu prüfen. Ich glaube nun nachgewiesen zu haben, dass die Skelettheile der Gliedmaßen aus Radien hervorgehen, die an den Gliedmaßenstämmen aufgereiht sind. Aus einer Gliederung dieser Stücke gehen die einzelnen Abschnitte hervor. Die Endreihen jener Gliedstücke repräsentiren das digitale Skelet. Auf diese von mir mehrfach und ausführlich besprochenen Verhältnisse muss ich verweisen (vergl. auch dieses Jahrbuch Bd. II pag. 396). In jenen Zuständen erscheint nun eine Vermehrung der den Fingern entsprechenden Theile (eben der Ra-

dien) auf eine Vermehrung auch der mehr proximal befindlichen Skelettheile der Gliedmaße basirt. Der antebrachiale oder crurale Abschnitt, auch der humerale und femorale müssten an jener Vermehrung participiren, wie Jedem verständlich sein wird, dem meine Theorie der Wirbelthier-Gliedmaßen nicht fremd ist. Von alle Dem ist aber nichts vorhanden. Es wäre also höchst auffallender Weise aus dem polydactylen Zustande jedes Mal nur die distale Strecke, ein Abschnitt eines Radius erhalten und die proximale Strecke, die zur Verbindung der distalen sei es mit dem Stamm der Gliedmaße, sei es mit dem Gliedmaßengürtel dient, wäre jedes Mal verloren gegangen.

Man sieht also, wie bei einem näheren Eingehen in den Sachverhalt, einerseits des als Atavismus angenommenen Zustandes, andererseits der Verhältnisse von normal polydactylen Gliedmaßenformen, sich durchaus keine Anhaltepunkte für die Sicherstellung jener Annahme gewinnen lassen. Weder das Verhalten der einzelnen Theile bei der Polydactylie noch die gegenseitigen Beziehungen derselben liefern der Auffassung, dass hier ein Atavismus vorliege, eine Stütze. Außer der vermehrten Zahl besteht gar nichts auf jene niederen weit entfernten Organisationen Beziehbares, und für die Vermehrung der Zahl müsste der Atavismus den einzig möglichen Grund abgeben, wenn man ihn hiefür berechtigt annehmen wollte. Das ist aber keineswegs der Fall, denn es liegt eben so die Möglichkeit des Bestehens einer Doppelbildung vor. Mit diesem Falle ist eben so als mit einer Thatsache zu rechnen, wie mit der Erscheinung des Atavismus. Wenn also das Bestehen der Polydactylie an bereits pentadactylen Gliedmaßen nicht begründbar ist, so wird jene Annahme verlassen werden müssen.

Die andere, von der vorhergehend beurtheilten ausgeschiedene Form der Polydactylie findet sich bei jenen Säugethieren, deren Gliedmaßen normal weniger als fünf Finger tragen. Sie leiten sich von pentadactylen Formen ab. Überschreitet bei dem Vorkommen von überzähligen Fingern die Summe der Finger die Fünfzahl, so werden diese Befunde wie die vorhin betrachteten zu beurtheilen sein. Hält sich aber die Summe der Finger innerhalb der Fünfzahl, so liegen andere Verhältnisse vor. Die Deutung der überzähligen Finger als atavistische Bildungen begegnet in jenen Fällen wiederum Schwierigkeiten. Einmal ist der Atavus minder weit entfernt zu suchen, er muss sich schon innerhalb der Klasse finden, eben weil hier schon die Pentadactylie den Typus beherrscht. Zweitens bestehen in vielen Fällen von den zu Grunde gegangenen Fingern oder

Zehen noch Reste, auf deren Bedeutung für die vollständige Entwicklung der Finger bereits Darwin aufmerksam gemacht hat. So sehen wir also hier zwei außerordentlich günstige Momente für die Entstehung der Polydactylie aus dem Atavismus obwalten. Dennoch wird man sich dabei nicht bescheiden dürfen, sondern auch hier wird die nähere Prüfung geboten sein. Am häufigsten findet sich bekanntlich die Polydactylie bei Schweinen, und da sind es die Vordergliedmaßen die vorwiegend dadurch ausgezeichnet sind. Im Verlaufe von Jahren sind mir nicht wenige solcher Fälle zur Untersuchung gekommen. Die Einzelheiten der letztern sind mir nicht mehr in Erinnerung, wohl aber das Ergebnis, und dieses stimmt im Wesentlichen mit einem neuerlich untersuchten Falle, der mir von sonst sehr kompetenter Seite als »ganz echter Fall von Atavismus« zugesandt ward. Es betraf die Vordergliedmaße, an der die Hand, leider! im Carpo-Metacarpalgelenk durchhauen war, so dass vom Carpus gar nichts mehr, vom Metacarpus nur an einigen der Stücke die proximale Gelenkfläche erhalten war.

Das Wenige genügte aber zu vergleichender Prüfung. An beiden Händen fanden sich die Finger 2—5 in ganz normaler Ausbildung. An der medialen Seite des zweiten fand sich aber beiderseits ein erster, also vollständige Pentadactylie! Auffallend ist, dass Dig. III und IV von ganz gleicher Größe sind, dass also vom Medius aus keine Abstufung nach beiden Seiten zu stattfindet, wie solches bei normaler Pentadactylie in der Regel der Fall ist. Auch Dig. II und V sind von gleicher Größe. Es erscheint also die artiodactyle Gestalt der Hand vollkommen, nur mit der Zuthat eines ersten Fingers, der den atavistisch reproducirten vorstellt. Die Prüfung des Skeletes zeigt an der rechten Hand fünf Metacarpalia. Das proximale Ende des I. ist abgehauen. An den anderen ist es theilweise verstümmelt, aber so viel besteht noch von der Gelenkfläche, dass für sie das ganz normale Verhalten konstatirt werden kann. Namentlich ist es die Beschaffenheit des Met. III, welche von Wichtigkeit ist. Dieser Knochen ist proximal nach beiden Seiten stark ausgezogen, trägt oben eine ansehnliche Gelenkfläche für das Carpale 3, und zwei laterale Flächen, davon die eine dem Carpale 4, die andere dem Carpale 2 zugewendet ist. Gehen wir nun auf diese Befunde etwas näher ein. Durch die ausgezeichneten Untersuchungen von W. Kowalevsky sind für die Ungulaten und deren Beziehungen zu fossilen Formen viele Thatsachen aufgedeckt und in ihrer Bedeutung festgestellt worden. Darunter erscheint jenes vor-

hin erwähnte Verhalten des proximalen Endes des Met. III als erst bei recenten Formen der Schweine erreicht. Bei Repräsentanten der Suina aus dem Miocen ist die Verbreiterung jenes Endtheiles noch nicht nach der Radialseite zu vorhanden. Chaerotherium hat sogar am Carp. 3 eine radiale Artikulationsfacette für den Met. II, der hier voll dem Carp. 2 ansitzt. Bei Palaeochoerus ist das Met. II vom Carp. 3 abgedrängt und das Met. III greift gegen das Carp. 2 über. Das letztere Stück lässt dann bei Sus seine distale Gelenkfläche mit zwei fast gleich großen Facetten versehen erscheinen, von denen die eine schräg ulnarwärts sehend von jenem radialen Fortsatz des proximalen Endes des Met. III eingenommen wird, die andere vom Met. II. Diese Erscheinung läuft also auf eine Minderung der Carpalverbindung des Met. II hinaus. Sie ist bei Dicotyles damit zu Ende geführt, dass das Carpale 2 distal ausschließlich mit dem Met. III artikulirt, und das Met. II seine Trapezoid-Verbindung gänzlich verloren hat. (Osteology of the Hyopotamidae. Philos. Transact. of the Royal Soc. London. 1873. p. 76.) Die alte Carpo-Metacarpalverbindung des Stammes der Schweine besitzt also eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, die in der Gattung Sus verloren ging. Bei einer in dieser Gattung vorkommenden atavistischen Handbildung sollte man erwarten, dass auch von jenem Befunde etwas wiederkehrte. Die Correlation der Theile giebt dieser Voraussetzung Berechtigung. Mit dem Hinzukommen eines neuen Fingers ist die ganze Hand verändert, sie kann nicht mehr als artiodactyl gelten, und man darf erwarten, dass niedere Zustände auch außerhalb jenes Fingers sich ergeben: kurz, dass die Artiodactylie auch im Carpus aufgehoben sei. In dem vorliegenden Falle — aber auch in vielen anderen, die ich früher darauf geprüft hatte — war nichts von jenen Verhältnissen zu sehen. Der Befund der recenten Form waltete zweifellos. Nachdem uns diese Betrachtung zu einer atavistischen Deutung wenig ermuthigt, wenden wir uns zum Dig. I, durch den eben der Atavismus sich ausspricht. Dieser Atavismus bezieht sich aber nicht mehr auf Ungulaten, denn bei keinem derselben ist bis jetzt Pentadactylie erkannt worden. Während also der Metacarpus (und auch der Carpus) recente Verhältnisse aufweist, ist durch den Besitz eines Dig. I der Hand der Stempel eines älteren Zustandes aufgeprägt als ihn selbst die miocenen Suina in jener Beziehung besitzen! Ob das Metacarpale I, welches wenig kleiner als das Met. II ist, mit dem Carpale 1 artikulirte, war nicht zu ermitteln. Es würde dann das sonst rudimentäre Carp. 1 in größerer Ausbildung bestanden

haben. Das Met. I ist etwas kürzer und schwächer als das nächstfolgende, und noch mehr tritt der von ihm getragene Finger gegen den zweiten zurück. Von größerer Bedeutung ist aber, dass dieser erste Finger aus drei Phalangenstücken zusammengesetzt wird. Die Grundphalange ist etwas länger als die beiden andern zusammengenommen, die mittlere ist kurz aber dick; und die von ihr getragene Endphalange schlanker aber kaum länger als die vorhergehende. Daraus geht hervor, dass dieser erste Finger kein Daumen sein kann, der, mit Ausschluss der Cetaceen, die hier kaum beigezogen werden dürften, überall bei den Säugethieren nur zweigliedrig ist. Er ist also ein den übrigen vier Fingern gleichgebautes Gebilde. Man wird also darauf verzichten müssen in diesem ersten Finger eine atavistische Bildung zu sehen, denn der unbekannte pentadactyle Urahn der Ungulaten kann an dieser Stelle nur einen zweigliedrigen Daumen getragen haben, wie alle übrigen pentadactylen Säugethiere. Daran wird ein- für allemal festzuhalten sein. Somit wäre bei genauerer Prüfung der einen Hand nichts zu finden gewesen was als Atavismus festgehalten werden könnte.

An der anderen (linken) Hand ist der äußerliche Befund jenem der rechten ähnlich. Man sieht aber schon auf der Schnittfläche, welche die proximalen Enden der Metatarsalia weniger vollständig zeigt, dass nur vier Metacarpalia bestehen. Das eines gesonderten Dig. I fehlt. Dagegen ergiebt sich distal am Met. II eine Verbreiterung des Gelenkendes, welches zwei Finger trägt, den zweiten nämlich, und den ersten. Die Skelettheile dieses ersten Fingers sind etwas voluminöser als jene an der anderen Hand. Sie kommen an Umfang denen des zweiten Fingers gleich. Führe ich endlich noch an, dass auch hier der Dig. I sich dreigliedrig ergab, also kein Daumen war, so bedarf wohl auch die Annahme keiner besonderen Zurückweisung, dass hier jenes atavistische Stadium vorläge, in welchem der erste Finger durch Schwinden seines Metacarpale oder durch Concreszenz desselben mit dem zweiten auf dem Wege der Rückbildung begriffen sei. So schwindet übrigens auch kein Metacarpale, dass er seine Funktion einem anderen übergiebt, denn so lange der Finger noch ausgebildet besteht, ist damit auch die Bedingung für die Erhaltung des Metacarpale gegeben. Das ist bei Säugethieren hundertfältig zu erkennen. Erst wenn der Finger seine Bedeutung verloren hat, tritt er die Rückbildung an, die alsdann auch im Metacarpus sich äußert.

Welch' große Vorsicht die Beurtheilung derartiger Fälle erheischt, mag aus folgender Erwägung hervorgehen. Wenn man den besprochenen Fall nicht als einen atavistischen sondern als Doppelbildung eines Fingers erkannt hat, so hat man dabei wohl den Schwerpunkt auf die drei Phalangen des neuen Fingers gelegt. Die hieraus gezogene Folgerung darf aber nicht umgekehrt werden. Man darf nicht sagen, dass das Vorkommen einer Minderzahl der Phalangen für Atavismus spreche, denn es ist dabei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der accessorische Finger weniger Phalangen besitzt, und doch keinen Daumen vorstellt, wie ja an solchen Theilen Verkümmerungen sehr häufig bestehen.

Von Seite der Ontogenie endlich haben wir noch mit in Betracht zu nehmen, dass bis jetzt noch keine Anlage eines Theiles des ersten Fingers aufgefunden wurde. A. Rosenberg, der vergeblich darnach suchte, hält zwar für möglich, dass »vielleicht noch das Metacarpale I sich nachweisen lasse, da dasselbe, wie aus Gründen der Analogie gefolgert werden muss, später geschwunden ist, als das Metatarsale I«. So ist nur das Carpale 1 noch übrig, »welches in seiner Differenzirung hinter den übrigen Carpusstücken etwas zurückbleibt« (Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII pag. 122). Diesem ontogenetischen Verhalten läuft phylogenetisch der weit zurückliegende Mangel des ersten Fingers sammt seinem Metacarpale parallel.

Aus all' den aufgeführten Thatsachen glaube ich hinreichend begründen zu können, dass der näher betrachtete Fall, wie alle andern in den wesentlichen Punkten mit ihm übereinstimmenden, die relativ so häufig bei Schweinen zur Beobachtung kommen, nicht als ein atavistischer gelten kann. Wir haben es vielmehr mit einer Monstrosität zu thun, die in die Reihe der Doppelbildungen gehört, und davon repräsentiren beide vorgeführten Hände verschiedene Grade. An der einen war die Duplicität proximal bis zum Metacarpus vorgeschritten, bei der anderen noch weiter, durch den Metacarpus hindurch. Dadurch, dass ihr Produkt ein Finger war, ließ sie die Hand pentadactyl erscheinen und täuschte einen ersten Finger vor, dessen drei Phalangen aber ihn nicht als normalen ersten, als Pollex, gelten lassen.

Ich habe absichtlich bei diesem vermeintlichen Falle von Atavismus länger verweilt, und alle Instanzen bei ihm ausführlich berücksichtigt, weil es mir wichtig erschien, die Kriterien aufzusuchen und zu beleuchten, welche bei der Beurtheilung solcher Fälle gelten müssen. Die Lehre vom Atavismus aber erleidet durch Elimi-

nirung der nicht hierher gehörigen Fälle keine Beeinträchtigung. Sie wird dadurch nur geläutert, und wenn durch den Ausschluss jener den Rückschlag weit zurück datirenden Befunde zugleich das Gebiet atavistischer Erscheinungen eine Beschränkung erfährt, so gewinnt jene wichtige Lehre damit nur an Bedeutung; denn das wird man zugeben müssen, dass da wo es sich nicht etwa um Ausbildung bereits in der Anlage vorhandener, normal zu Grunde gehender Skelettheile handelt, sondern um totale Neubildung von solchen, der Atavismus der Vererbungslehre zuwiderstrebt, weil er die bei der Vererbung waltende Continuität durchbricht.

Je weniger weit der Zustand entfernt liegt, von dem die atavistische Bildung sich herleiten lässt, desto geringer sind die Schwierigkeiten, die sich dem Verständnis dieser Erscheinung entgegenstellen. Die beim Pferde beobachtete Bildung eines überzähligen Fingers (des vierten) zeigt dabei als Atavismus viel weniger Befremdendes auf, denn sie verweist uns auf nicht so sehr entfernte tridactyle Vorfahren (vergl. Hensel, Über Hipparion mediterraneum. Abhandl. der k. Akad. der Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1860. Berlin 1861. pag. 66). Hensel macht wahrscheinlich, dass jener bei Hipparion dem medialen Griffelbeine typisch angefügte Finger am spätesten der Rückbildung erlag. Die Wiederholung eines früheren Zustandes lässt daher gerade diesen Finger beim Pferde wieder erscheinen. Damit stimmt auch der neuestens von Prof. Marsh beschriebene sehr interessante Fall überein, in welchem bei einem Pferde Dig. II an Vorder- wie an Hintergliedmaße vollkommen ausgebildet sich darstellte (vergl. Amer. Journal of Science and Arts. Vol. XVII. Juni 1879). Hier sind es also keine palaeontologisch entfernt liegenden, systematisch weit abstehenden Formen, auf welche sich der von Prof. Hensel zuerst richtig gewürdigte Atavismus bei Pferden bezieht. Es ist nicht bloß die Ungulaten-Gruppe der Perissodactylen, sondern sogar die Familie von der Beide umfasst werden. Da möchte denn die Frage entstehen, ob nicht bei solchen am Skelete sich äußernden Rückschlägen die bezüglichen Theile nicht etwa eine Weiterbildung bereits in der Anlage gegebener Dinge sind? Für das Pferd ist von A. Rosenberg (l. c.) kein diese Frage bejahender Anhaltepunkt aufgefunden worden. Aber die Sache erscheint doch noch nicht vollständig erledigt, da es dazu eines reicheren Materials bedürfte als A. Rosenberg zu Gebote stand. Jedenfalls spielen in der ersten Differenzirung auftretende, später in der Regel verschwindende Skeletgebilde eine nicht unwichtige Rolle.

Der Atavismus liegt dann nicht in der Anlage sondern in der Ausbildung und Weiterentwicklung derselben. Das stellt dann den »Rückschlag« vor. So werden wir zunächst zweierlei Erscheinungen im Atavismus zu sondern haben. Der eine zeigt den bezüglichen Theil als einen in der Anlage ererbten, normal sich wieder rückbildenden, in einzelnen Fällen sich weiter entwickelnden. Das centrale Carpi des Menschen ist ein Beipiel dafür E. Rosenberg. Morph. Jahrbuch Bd. I).

Im anderen Falle ist der betreffende Theil nicht normal in der Anlage vorhanden. Schon in der Anlage ist der Rückschlag ausgesprochen. Hierfür sind die oben erwähnten Fälle bei Pferden ein Beispiel. Die erste Form möchte ich als palaeogenetischen Atavismis, die zweite als neogenetischen bezeichnen.

Ich will diese Besprechung nicht abschließen ohne noch auf einen in derselben berührten Punkt zurückzukommen. Er betrifft den Begriff der Missbildung, der Monstrosität, in welche Kategorie morphologischer Zustände ich den am Schweine erörterten Fall verwiesen habe. In dem Maße als die hierüber ehedem herrschenden Auffassungen unter dem Eindrucke moderner Naturbetrachtung so wie durch die speciell jenen Dingen zugewendeten Forschungen sich modificirt haben, sind jene Zustände dem Bereiche des Verständnisses näher getreten und wir haben kein Recht mehr jene Erscheinungen an sich als »präter naturam« gelten zu lassen, da uns längst der Grund zu solcher Auffassung durch die gewonnene Einsicht in vollkommen analoge aber normal auftretende Processe genommen ist. Die sogenannten Missbildungen per defectum sind wir gewohnt aus der Ontogenie zu erklären; als ein Stehenbleiben auf einer mehr oder minder frühen Entwicklungsstufe. Für die Missbildungen per excessum, die sogenannten »Doppelmonstra«, ist der Versuch gemacht worden, die ihnen zu Grunde liegenden Vorgänge auf Erscheinungen zurückzuführen, die bei niederen Thieren verbreitet sind (s. Rauber, in in diesem Jahrbuche). Die Polydactylie der Säugethiere trifft in dieselbe Kategorie. Diese ist aber von der anderen nicht so weit geschieden als es den Anschein hat. Die ontogenetischen Stationen sind längst in niederen Zuständen als bleibende Einrichtungen erkannt; diese kehren in der Ontogenie der höheren Formen wieder, weil solche deren Vorläufer besaßen. So bildet die Ontogenie nur den Durchgang von den Missbildungen zur Phylogenie. Man könnte also auch bei den Missbildungen von einem Atavismus sprechen. Wenn wir davon abstehen, so geschieht es weil wir in jener Art

von Beziehung nicht die direkte Reihe erkennen, und weil in der Missbildung doch wieder eine andere Erscheinung zum Ausdruck kommt. Das die Missbildung Bedingende gründet sich nämlich auf den Mangel der Anpassung. Der gespaltene Gaumen einer Eidechse oder eines Vogels ist eine normale Einrichtung, welcher alle damit in Beziehung stehenden Organe und deren Funktionen, ja die gesammte Organisation angepasst ist. Die Gaumenspalte eines Säugethieres ist eine abnorme Einrichtung, weil sie unpraktisch ist, und dieses ist sie indem sie abnorme Erscheinungen bedingt, indem ihr die übrige Organisation des Körpers nicht entspricht, ihr nicht angepasst ist. Der Anpassungsmangel bedingt so das Pathologische der Missbildung und darin liegt ihr wesentlicher Charakter. So scheiden sich zwar die »Missbildungen« vom Atavismus, allein durch die neogenetischen Formen des letzteren bestehen Übergänge zu ersterem, zudem das Maß des Mangels der Anpassung ein sehr verschiedenes sein kann. Für jeden Fall begründet die Verweisung eines Befundes unter die Missbildungen und die Statuirung einer solchen Kategorie von Organisationszuständen keinen Zweifel an der Solidarität der organischen Erscheinungen, vielmehr bringt jedes tiefere Eindringen in das Wesen der Missbildungen jenen Zusammenhang nur um so klarer zu Tage.

Heidelberg, März 1880.

Kleinere Mittheilungen.

Zur Morphologie der Beckenregion bei Insectivora.

Vorläufige Mittheilung

von

Wilhelm Leche,
in Stockholm.

Im Frühjahr 1877 begann ich in Professor GEGENBAUR's Laboratorium einige Untersuchungen über die Anatomie der Beckenregion der Talpidae. Später im Verlaufe meiner Arbeiten fand ich, dass eine vollständigere Verwerthung dieser Untersuchungen sowohl die Herbeiziehung sämmtlicher übrigen Insectivoren — und speciell eine eingehende Bearbeitung der Muskulatur und der Nerven der Beckenregion —, als auch die Berücksichtigung der betreffenden Verhältnisse bei anderen Säugethieren unbedingt erheische. Zu einem Abschluss der so geplanten Arbeit bin ich noch nicht gelangt: theils haben andere dringende Arbeiten meine Zeit in Anspruch genommen, theils und hauptsächlich verzögerte die Schwierigkeit, die mit der Anschaffung von tauglichem Untersuchungsmaterial aus dieser Thiergruppe verbunden ist, den Gang der Untersuchung sehr unliebsam. Die nachfolgenden Zeilen können demnach nur bezwecken den Fachgenossen einige der bereits gewonnenen Resultate in Kürze vorzuführen, und ich hoffe, da ich mir jetzt ein ziemlich reiches Untersuchungsmaterial, welches allerdings noch zum Theil der Bearbeitung harrt, verschafft habe, in Bälde eine vollständige morphologische Darstellung der Beckenverhältnisse bei den Insectivoren veröffentlichen zu können.

Bei einer vergleichenden Untersuchung der Organisation der Insectivora stellt sich, welches Organsystem wir auch vornehmen, gar bald heraus, dass die in die Ordnung »Insectivora« zusammengeführten Säugethiere sehr divergirende Formen darbieten. Es kann auch meiner Ansicht nach diese Ordnung nicht als eine den übrigen Säugethier-Ordnungen vollkommen gleichwerthige aufgefasst werden, sondern dürfte sie sich bei einer genealogischen Klassifikation in zwei (oder gar mehrere) Formserien spalten lassen. Hier will ich mich darauf beschränken, die verschiedene Gestaltung des Beckens, welche bei den Insectivoren auftritt, als Stütze und theilweise Illustration obiger Behauptung anzuführen.

Bei einer Gruppirung der Insectivoren in Bezug auf die Beschaffenheit des Beckens ergeben sich folgende Sektionen:

a) Becken mit langer Symphysis pubis. Macroscelididae[1], Tupaiidae (Galeopithecidae)[2].
b) Becken mit kurzer Symphysis pubis: Erinaceidae, Centetidae, Potomogalidae, Myogale.
c) Becken ohne Symphysis pubis: Talpidae (exclusive Myogale) Chrysochloridae, Soricidae.

Dass die verschiedene Beschaffenheit des Beckens bei Insectivora für eine natürliche Eintheilung dieser Gruppe besonders verwerthbar ist, geht daraus hervor, dass mit Anwendung dieses Eintheilungsprincips Macroscelididae und Tupaiidae von den übrigen abgesondert werden. Und in der That unterscheiden sich die beiden letztgenannten Familien auch durch andere wichtige Eigenschaften (Besitz eines Blinddarms, Beschaffenheit des Zahnsystems, auch in der Lebensweise: sie sind Tagthiere) von den übrigen Insectivora und bilden unter sich eine engere Gruppe, welche durch die Tupaiidae den Prosimii eben so nahe stehen dürfte als den übrigen Insectivora[3].

Was dagegen die unter b und c angeführten Formen betrifft, so lassen sich von der letzteren Gruppe (c) wenigstens die Talpidae in Bezug auf die Beckenbildung von den unter b rubricirten Formen ableiten, bei welchen letztgenannten demnach die primäre Beckenform repräsentirt ist.

Denn wie abweichend von der Bildung aller anderer Säugethiere sich das Maulwurfsbecken im entwickelten Zustande auch verhält, so habe ich gefunden, *dass dennoch der morphologische Zusammenhang zwischen dem Maulwurfsbecken und demjenigen der übrigen* (oben unter b angeführten) *Insectivora durch die Verhältnisse, welche der Embryo darbietet, klargestellt wird.* Bei Talpa-Embryonen von 35 — 41 mm Körperlänge findet sich nämlich ein nach hinten gebogenes *Knorpelband, welches die hintersten Winkel der beiden Schambeine verbindet und somit das Becken auf der Ventralseite abschließt.* Die beim erwachsenen Thiere einander so nahe gelegenen vordersten Schambeintheile (in der Mitte des Beckens zwischen den Acetabula) sind beim Embryo weit von einander entfernt. In diesem geräumigen, in der Acetabularregion offenen, im hintersten Theile ventralwärts geschlossenen Becken liegen in ganz normaler Weise Urogenitalsystem und Mastdarm und gehen, ventralwärts vom obengenannten Knorpelband umschlossen, durch das Becken[4]. Vollkommen

---

[1] Ich folge hier der von Mivart gegebenen Familien-Eintheilung (Journ. of Anat. and Physiol. I, II).

[2] Galeopithecus nimmt in Bezug auf die Bildung des Beckens eine intermediäre Stellung ein. Die Zusammengehörigkeit dieser aberranten Form zu den Insectivoren ist bekanntlich nicht unangefochten.

[3] Häckel (Schöpfungsgeschichte) theilt nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Blinddarms die Insectivora in Menotyphla (Macroscelidae, Tupaiidae) und Lipotyphla (übrige Insectivora).

[4] Bekanntlich liegen beim erwachsenen Thiere die genannten Organe außer- und unterhalb des Beckens, worauf zuerst Jacobs 1816 aufmerksam gemacht hat.

übereinstimmend mit dem Becken des Talpa-Embryo verhält sich dasjenige von Myogale im erwachsenen Zustande, welche Gattung sich im Allgemeinen durch ihre, so zu sagen, indifferente Organisation auszeichnet: hier ist der hinterste Schambeinwinkel medianwärts in einen längern oder kürzern Fortsatz ausgezogen, von welchem ein Knorpelband zum entsprechenden Schambeintheile der entgegengesetzten Seite geht. Bei den übrigen Insectivoren ist die Schambeinverbindung meistens verhältnismäßig kürzer; im Übrigen wiederholen sich dieselben Zustände.

Sowohl aus den Befunden des embryonalen Zustandes als auch aus den myologischen Verhältnissen und aus der direkten Vergleichung mit den unter b angeführten Formen geht unzweifelhaft hervor, dass bei Talpa die vorderste Partie der Schambeine, wo dieselben am breitesten sind und einander am nächsten liegen (Acetabularregion), nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, die Symphysalregion ist, *sondern dieses ist der hinterste Winkel der Schambeine.*

Von Interesse sind ferner die Verschiedenheiten der einzelnen Insectivorformen in Bezug auf die Zusammensetzung der Pfanne des Hüftgelenkes. Unter den bisher von mir untersuchten jugendlichen Insectivorbecken kommt Centetes ecaudatus (und wohl auch Hemicentetes variegatus) dem gewöhnlichen Verhalten am nächsten: etwa Zweidrittel des Acetabulum wird vom Sitzbein, der Rest vom Scham- und Darmbein gebildet. Bei Erinaceus europaeus betheiligen sich in ungefähr demselben Maße wie bei Centetes ebenfalls alle drei Knochen an dem Aufbau des Acetabulum, aber zwischen Darm- und Schambein schiebt sich ein kleines verkalktes Knorpelstück ein. Hieran schließt sich zunächst Galeopithecus volans: ein größeres dreieckiges »Os acetabuli«[1] verdrängt das Schambein gänzlich von der Theilnahme an der Pfannenbildung. Gänzlich abweichend von allen bisher beobachteten Befunden verhält sich die Pfannenbildung bei Myogale pyrenaica: *Das Acetabulum wird hier nämlich ausschließlich vom Sitzbein und einem vor diesem gelegenen verkalkten Knorpelstück gebildet, so dass nicht nur Scham- sondern auch Darmbein gänzlich von der Pfannenbildung ausgeschlossen ist.* Halten wir die oben mitgetheilten Thatsachen mit dem schon von Gegenbaur[2] und Krause beobachteten Vorkommen eines vierten Pfannenknochens und des Ausschlusses des Schambeins von der Hüftgelenkspfanne zusammen — Thatsachen, welche noch einer befriedigenden morphologischen Deutung harren —, so dürfte wohl eine genauere Prüfung der Acetabularbildung bei der gesammten Säugethierreihe als äußert wünschenswerth erscheinen, um das Wesentliche, Primäre von den mehr zufälligen, individuellen Verknöcherungen und Verkalkungen unterscheiden zu können, hauptsächlich da man Grund zur Annahme hat, dass das Auftreten eines »Os acetabuli« bei verschiedenen Säugethieren in ziemlich verschiedene Entwicklungsstadien fällt.

Über die Muskulatur der Beckenregion bei Insectivora liegen in der Literatur nur wenige, höchst ungenügende Angaben vor. Ich beschränke mich

[1] Bereits von Krause beobachtet (Centralblatt f. d. medic. Wissensch. 1876, pag. 818).

[2] Dieses Jahrb. II, pag. 228.

hier darauf, aus meinen bisherigen Untersuchungen kurze Bemerkungen über einige Bauchmuskeln mitzutheilen[1].

Musculus pyramidalis. Bei allen Insectivoren, deren Muskulatur ich bisher untersucht (Crocidura, Crossopus, Talpa, Myogale, Erinaceus) kommt dieser Muskel im wohlentwickelten Zustande vor. Er entspringt vom hintern und untern Schambeinwinkel zwischen den Ansatzpunkten des Rectus abdominis und des Obliquus abdom. externus. Auch bei Myogale, wo doch eine wirkliche Symphysis pubis vorhanden, entspringt er nicht von dieser, wie bei andern Säugern, bei denen er vorkommt, sondern von dem Punkte des Schambeins, welcher mit der Ursprungsstelle dieses Muskels bei denjenigen Formen, welche einer Symphyse entbehren (Soricidae, Talpa), homolog ist. Er geht medianwärts und nach vorn konvergirend zum entsprechenden der andern Seite, und beide befestigen sich in der Mittellinie des Körpers an die Fascie des Obliquus abdom. externus. Eine vergleichende Untersuchung über das Vorkommen dieses Muskels bei verschiedenen Wirbelthierklassen ergiebt recht beachtenswerthe Resultate: bei den niederen Wirbelthieren ist er außer bei den Straußen nur bei den Salamandrinen und Crocodilen beobachtet, und zwar steht sein Vorkommen bei den beiden letztgenannten Gruppen im Zusammenhang mit dem Cartilago ypsiloides oder Epipubis. Bei den Säugethieren wiederum erreicht er den höchsten Grad seiner Ausbildung bei den den letztgenannten am nächsten stehenden Monotremen und Beutelthieren, bei welchen sich der fragliche Muskel, manchmal bis zum Brustbein reichend, an die »Ossa marsupialia« anschließt. Dass diese Ossa marsupialia wirklich dem Epipubis der Salamandrinen und Crocodile homolog sind, geht aus den neuesten Beobachtungen von Huxley[2] hervor. Mit dem Verlust der Ossa marsupialia unterliegt bei den höhern Säugern auch der Pyramidalis der Reduktion, respektive schwindet gänzlich; er kann also mit Recht als der Muskel des Beutelknochens aufgeführt werden. *Unter allen placentalen Säugethieren ist der Pyramidalis am kräftigsten bei Myogale pyrenaica entwickelt: er reicht hier bis nahe an den Processus xiphoides des Brustbeins*, wodurch er an sein Auftreten bei den aplacentalen Säugethieren erinnert; auch bei den übrigen untersuchten Insectivoren ist er relativ groß, am schwächsten ist er bei Erinaceus europaeus[3]. Diese Befunde sind desshalb von Bedeutung, weil auch sonst die Insectivoren unter allen placentalen Säugern sich den Aplacentaliern am nächsten anschließen. Auch unter den den Insectivoren nächstverwandten Flederthieren kommt den Pteropi ein wohl entwickelter Pyramidalis zu, wogegen sein Vorkommen bei »Chiroptera insectivora« weniger konstant ist. Unter den übrigen Säugethieren ist ein immer nur schwach entwickelter Pyramidalis nur bei einzelnen Raubthieren (Hyäne), Affen und dem Menschen — hier besonders inkonstant — beobachtet worden. Im Zusammenhang mit den obigen Ausführungen verdient Henle's[4] Angabe, dass der Pyramidalis bei Kindern verhältnismäßig groß ist, Beachtung.

---

[1] Über die Bauchmuskulatur bei Chrysochloris siehe weiter unten.

[2] Meckel leugnet das Vorkommen dieses Muskels beim Maulwurf (Vergl. Anatomie III, pag. 456); beim Igel scheint Meckel einen Theil des M. rectus abdominis mit dem Pyramidalis verwechselt zu haben (l. c. pag. 457), während er den eigentlichen Pyramidalis übersah.

[3] Proceedings of Royal Society. London. Vol. 28, pag. 395.

[4] Handbuch der system. Anatomie. I, 3, pag. 55.

Musculus rectus abdominis zeigt bei den oben angeführten, untersuchten Insectivoren ein Verhalten, welches von dem aller übrigen Wirbelthiere in eigenthümlicher Weise abweicht: *vor ihrem Ursprunge kreuzen sich stets die beiden Recti*, so dass vor der Kreuzungsstelle der vom rechten Schambein entspringende auf die linke, der vom linken Schambein kommende auf die rechte Körperseite zu liegen kommt. Bei einigen (Talpa, Myogale) bildet sich dieses Verhalten noch dahin aus, dass *die Recti sich in der Nähe der Kreuzungsstelle spalten*. So kann sich jeder Rectus in zwei Bündel sondern (Talpa europaea), welche sich durchkreuzen um nach vorn wieder zu verschmelzen. Bei einem andern Individuum von Talpa europaea und bei Myogale pyrenaica war nur der Rectus der einen Seite in zwei Bündel gespalten, welche den ungetheilten Muskel der andern Seite bei der Kreuzung zwischen sich durchließen. Detaillirte Angaben über diese Verhältnisse verschiebe ich auf die künftige, vollständigere Publikation[1].

Musculus transversus abdominis. Bei Crocidura coerulescens entspringt dieser Muskel fleischig von der innern Fläche der sieben hintern Rippenknorpel, von der Fascia lumbo-dorsalis und vom Darmbein. Die Mehrzahl der vom Darmbein entspringenden Fasern hat einen sehr eigenthümlichen Verlauf: sie gehen schräg medianwärts und nach hinten, *legen sich dem Mastdarm, durch starkes Bindegewebe an ihm befestigt, unmittelbar an und verlaufen dem Darm parallel zum Anus. Diese Fasern bilden, indem sich die entgegenkommenden desselben Muskels der andern Seite an dieselben anlegen, eine Scheide für den Mastdarm*. Einige der lateralen Fasern geben einen runden Sehnenstrang ab, welcher sich an die mediale Seite des hintern Sitzbeinendes ansetzt. Bei Talpa europaea steigen einige Fasern des hintersten Theils des Transversus in eine aus Bindegewebe bestehende Scheide des Mastdarms hinab. Neuerdings hat Schneider[2] den Transversus von den übrigen Bauchmuskeln getrennt und fasst ihn als »Visceralmuskel« auf. Dass die obigen Beobachtungen, obgleich noch unvollständig, sehr zu Gunsten der Schneider'schen Ansicht sprechen, lässt sich nicht leugnen.

Was schließlich die ebenfalls bisher noch nicht untersuchte Bauchmuskulatur bei Chrysochloris betrifft, so weicht diese in mehreren Punkten wesentlich von derjenigen der übrigen Insectivoren ab. Vom hintersten Schambeinwinkel geht ein schmaler Muskel vor der cloakenähnlichen Mündung des Urogenitalsystems und des Mastdarms nach der ventralen Körpermitte und vereinigt sich durch eine Sehne mit dem der entgegengesetzten Seite. Dieser Muskel ist ohne Zweifel der Pyramidalis. Hinter diesem entspringend, erstreckt sich in ungefähr gleicher Richtung ein zweiter Muskel, der, sobald er an die »Cloake« gelangt, sehnig wird und vor derselben in den entsprechenden der andern Seite übergeht. Vielleicht ist dieser Muskel nur eine differenzirte Partie des Pyramidalis. Der Rectus abdominis zeigt abweichend von den übrigen Insectivoren keine Kreuzung; er entspringt von der quer über die ventrale Körperfläche verlaufenden Sehne des Obliquus abdominis externus und nimmt den ganzen Raum zwischen den hintersten Schambeinwinkeln ein. Beide Recti laufen einander parallel nach vorn.

---

[1] Die Kreuzung der Recti ist von Meckel (l. c. pag. 456) bei Talpa und Erinaceus beobachtet, wird aber etwas abweichend beschrieben.

[2] Beiträge zur vergleich. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.

Da nun auch das Urogenitalsystem und das Becken bei Chrysochloris typische Unterschiede von dem Verhalten bei Talpidae darbieten, so zeigt also die ganze Beckenregion der erstgenannten Form sich sehr abweichend von den letzterer Gruppe vorkommenden Organisationsverhältnissen. Es ist demnach durchaus berechtigt, wenn man wie bereits MIVART (l. c.), gestützt auf andere Merkmale, vorgeschlagen, die Chrysochloridae als eine von den Talpidae getrennte Familie aufstellt; die Übereinstimmung zwischen diesen Formen beschränkt sich vorzugsweise auf habituelle Ähnlichkeit.

Lund, den 24. Juni 1880.

Corrigendum:

pag. 319 Z. 12 u. 11 v. u. hat der Passus: »wie auch KRAUSE« in Wegfall zu kommen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

59.06(43)N
11 1979
14 1993

AMNH LIBRARY
100130338